ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 68

6

ИЮНЬ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1983

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. В. Семерикова*, *Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 11.03.83. Подписано к печати 23.05.83. М-19046. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $8^1/_2+4$ вкл. ($^1/_2$ печ. л.). Усл. печ. л. 12.6.
Усл. кр.-отт. 13.13. Уч.-изд. л. 14.46. Тираж 2238. Тип. зак. 215.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 551.73 : 581.9

С. В. Мейен, Л. В. Меньшикова

СИСТЕМАТИКА ВЕРХНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ СЕМЕЙСТВА *TCHERNOVIACEAE*

S. V. MEYEN, L. V. MENSHIKOVA. SYSTEMATICS OF THE UPPER PALAEOZOIC ARTICULATES OF THE FAMILY *TCHERNOVIACEAE*

Приведен обзор фруктификаций членистостебельных верхнего палеозоя Ангариды. Фруктификации черновиевых делятся на четыре главных типа: 1) фертильные зоны на неветвящемся стебле (*Equisetinostachys* p. p.); 2) фертильные зоны на боковых ветках, стебель необлиственный (*Phyllopitys*, *Equisetinostachys* p. p.); 3) то же, но стебель с листовыми влагалищами (*Equisetinostachys* p. p.); 4) фертильные ветки редуцированы до стробила, стебель с листовыми влагалищами (*Sendersonia*). К роду *Tchernovia* предложено относить изолированные спорангиофоры. Дан исправленный диагноз сем. *Tchernoviaceae*. Показана филогенетическая связь черновиевых с нижнекарбоновым сем. *Asterocalamitaceae*. Описаны новые род *Sendersonia* и вид *S. matura*.

Из верхнепалеозойских отложений Ангариды описано более 30 родов и свыше 200 видов членистостебельных. Около 75% видов относятся к родам *Phyllotheca* Brongn., *Annularia* Sternb., *Koretrophyllites* Radczenko и *Paracalamites* Zalessky. В 1971 г. один из нас (С. Мейен) опубликовал ревизию значительной части видов, относящихся или близких к *Phyllotheca*. Было показано, что почти все виды рода *Koretrophyllites* описаны по боковым веткам и стеблям филлотек, конические влагалища которых принимались за междоузлия. В роде *Koretrophyllites* предложено оставить только типовой вид *K. mungaticus* Radczenko, строение побегов которого не вполне ясно. Остальные виды рода были отнесены к *Phyllotheca* (частью под вопросом). К *Phyllotheca* оказался близким и род *Phyllopitys* Zalessky. У него боковые ветки с узкоконическими, плотно прижатыми к оси влагалищами сидели на безлистных стеблях. Некоторые ветки несли фертильные зоны со спорангиофорами типа Tchernovia. Выяснилось, что побеги *Sorocaulus* Radczenko интерпретировались в перевернутом виде из-за поникающих листьев, причем цилиндрические влагалища принимались за ребристые нижние части междоузлий. *Sorocaulus* оказался среди синонимов *Phyllotheca*. К *Phyllotheca* были отнесены все виды *Equisetina* Zalessky, кроме типового вида *E. magnivaginata* Zalessky (типовые образцы последнего утрачены, а по рисункам в протологе трудно составить представление о диагностических признаках). Роды *Gamophyllites* Radczenko и *Umbellaphyllites* Rasskazova были включены в *Annulina* Neuburg, а род *Equisetinostachys* Rasskazova — в *Tchernovia* Zalessky.

После 1971 г. появились новые данные об ангарских членистостебельных, позволяющие внести дальнейшие уточнения в их систематику.

Л. В. Меньшикова обнаружила фертильные побеги, описываемые ниже как новый род *Sendersonia*. Знакомство с этим родом привело к изменениям в классификации фертильных побегов.

Оригиналы к настоящей статье хранятся в Геологическом институте АН СССР. Они происходят из местонахождений, которым присвоены собственные названия, приводимые в кавычках. К ним относятся (по алфавиту):

«Абашевский рудник» — Кузбасс, правый берег р. Томь, выше Абашевского рудника, верхняя пермь, ленинский горизонт (сборы М. Ф. Нейбург);

«Кербо» — Тунгусский бассейн, р. Таймура, правый берег у фактории Кербо, верхняя пермь, верхнедегалинская подсвита (сборы А. П. Степанова);

«Менчерепская-5850» — Кузбасс, Егозово-Красноярское месторождение, Менчерепская площадь, скв. 5850, верхняя пермь, грамотеинский горизонт (сборы Л. В. Меньшиковой);

«Сарытайпан» — Кураминский хребет, р. Башбулаксай, урочище Сарытайпан, кунгурский-уфимский ярусы, равашская свита (сборы А. С. Масумова);

«Суриекова» — Кузбасс, р. Томь, левый берег ниже устья ручья Суриекова, 5 м ниже угольного пласта 31, верхняя пермь, ускатский горизонт (сборы Л. В. Меньшиковой);

«Халджин» — Западное Верхоянье, верхнее течение р. Бытантай, р. Халджин, нижняя пермь, 150 м выше основания эндыбальской свиты (сборы Р. В. Соломиной, Г. Е. Черняка и А. В. Коробицына; см. Меннер и др., 1970, с. 9, 39—40);

«Черемичкина» — Кузбасс, р. Северная Уньга, левый берег, в 2 км выше моста у дер. Черемичкиной, средний-верхний карбон, алыкаевский горизонт (сборы М. Ф. Нейбург и О. М. Мартыновой);

«Щеки» — Тунгусский бассейн, р. Нижняя Тунгуска, ущелье Щеки, правый берег против устья р. Хуко, нижняя пермь, бургуклинская свита (сборы А. Л. Чекановского).

Фертильные побеги членистостебельных Ангариды

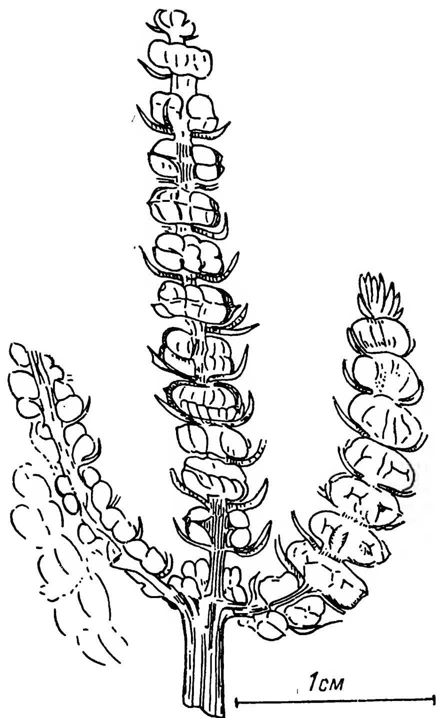
Фертильные побеги ангарских членистостебельных принадлежат нескольким типам. В алыкаевском горизонте Кузбасса изредка встречаются стробилы *Calamostachys* Schimper (рис. 1; 2, *5—7* — см. вклейку), ассоциирующие с листвой *Annularia asteriscus* Zalessky (рис. 2, *1*) и со стеблями, имеющими гладкую кору и рубцы (веточные или листовые) в узлах (рис. 2, *2*, справа вверху, *4*), а также с сердцевинными отливами, ребра которых преимущественно противопоставлены в узлах (рис. 2, *2*, слева, *3*), как у *Paracalamites*. Примерно такие же стробилы С. Г. Горелова (Горелова и др., 1973, табл. 19, фиг. 10; Gorelova, 1978, табл. 8, фиг. 10) отнесла к *Eirene asteriscus* Gorelova. Иного типа стробилы (пока не изучены) сочетаются с листвой типа *Annularia* в казанских отложениях Русской платформы. Не изучены и редкие находки стробилов, ассоциирующих с побегами сфенофиллов в алыкаевском горизонте Кузбасса и перми Печорского Приуралья. В Печорском Приуралье в одном захоронении с побегами *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg найдены фертильные побеги, отнесенные Нейбург (1964, табл. 29, фиг. 3, 4, табл. 31, фиг. 2) к *Stephanostachys borealis* Neuburg (род и вид не были описаны). На оси мутовки стерильных листьев чередуются с фертильными зонами, сложенными пельтатными спорангиофорами.

Все остальные фертильные побеги (рис. 3) принадлежат растениям, стерильные побеги которых соответствуют родам *Phyllotheca*, *Koretrophyllites* и *Phyllopitys*. У этих растений пельтатные спорангиофоры собраны в компактные фертильные зоны («ярусные стробилы»), расположенные в междоузлиях непосредственно под узлами. Между фертильной зоной и нижележащим узлом остается свободный от спорангиофоров участок стебля. Фертильные зоны приурочены к стеблю, если он не ветвится (рис. 3, *б*), или к боковым веткам (рис. 3, *а*, *г*) и наблюдаются не в каждом междоузлии. Фертильные побеги, ассоциирующие со стерильными побегами типа *Phyllotheca*, были отнесены к *Tchernovia* (Нейбург, 1964) — роду, первоначально включавшему изолированные спорангиофоры (Zalessky, 1929). Фертильные побеги с такими же спорангиофорами Е. С. Рассказова (1961) выделила в род *Equisetinostachys*, который при учете данных Нейбург можно было объединить с *Tchernovia* (Meyen, 1971).

У описываемого ниже рода *Sendersonia* S. Meyen et Menshikova спорангиофоры такие же, как у *Tchernovia* (рис. 3, *е*, *ж*), но собраны на боковых ветках в одну фертильную зону, венчаемую пучком модифицированных стерильных листьев, так что образуется боковой стробил с голой ножкой. До сих пор можно было уверенно относить подобные изолированные спорангиофоры к роду *Tchernovia* в том смысле, какой ему придала Нейбург (побеги с многоярусными фер-

Рис. 1. *Calamostachys* sp., экз. № 493/717, верхняя часть фертильного побега, «Черемичкина».

Фотографии стробилов и ассоциирующих частей см. на рис. 2 — вклейка.



тильными зонами). После открытия *Sendersonia* появилась возможность сближения изолированных спорангиофоров и с этим родом. Вполне возможно, что Нейбург права в своем заключении о прижизненном положении спорангиофоров типового вида *T. sinensis* Zalessky, поскольку в Печорском Приуралье род *Sendersonia* пока не обнаружен. Однако это не снимает проблемы отнесения к определенному роду изолированных спорангиофоров, часто встречающихся в верхнем палеозое Ангариды в целом и особенно в верхней перми Сибири.

Поскольку род *Tchernovia* был введен для изолированных спорангиофоров, разумно оставить его в таком объеме, а побеги, несущие спорангиофоры, относить к другим родам. Один из них — *Sendersonia*. Побеги с многоярусными фертильными зонами можно относить к роду *Equisetinostachys* вне зависимости от того, приурочены ли они к неветвящемуся стеблю или боковым веткам. На ископаемом материале не всегда можно понять, чем является данный экземпляр — неветвящимся стеблем или отдельной веткой. Принятие рода *Equisetinostachys* в предлагаемом объеме потребует некоторых номенклатурных перемен. К этому роду следует отнести вид *Koretrophyllites grandis* Gorelova (Горелова, 1960). Однако получающаяся комбинация *Equisetinostachys grandis* оказывается омонимом названия типового вида *E. grandis* Rasskazova (Рассказова, 1961). Для вида, описанного Гореловой, нужно вводить новый эпитет. В качестве такового предлагается *E. gorelovae* S. Meyen, nom. nov. (базионим: *Koretrophyllites grandis* Gorelova; Горелова, 1960, с. 29, голотип на табл. 6, фиг. 5а, 5б).

К *Equisetinostachys* относится и фертильный побег, описанный Н. Г. Вербицкой (Вербицкая, Радченко, 1968, с. 17, табл. 7, фиг 1а, 1б) как *Gamophyllites stenophylloides* Verbitskaja (такие же побеги см. на рис. 4, *3—5* — вклейка). В цитированном протологе к этому же виду отнесены и стерильные экземпляры, причем для них указан еще один «типичный экземпляр». Необходимо указание лектотипа, в качестве какового нами выбран упомянутый фертильный побег. Соответственно предлагается новая комбинация *Equisetinostachys stenophylloides* (Verbitskaja) S. Meyen, comb. nov. (базионим: *Gamophyllites stenophylloides* Verbitskaja; Вербицкая, Радченко, 1968, с. 17, лектотип на табл. 7, фиг. 1а, 1б). Что касается указанных стерильных побегов, то часть их явно принадлежит *Phyllotheca turnaensis* Gorelova, а остальные нуждаются в дополнительном исследовании.

К *Equisetinostachys* принадлежат фертильные побеги, описанные наряду со стерильными в составе видов родов *Koretrophyllites* и *Sorocaulus*, но до повторного изучения типового материала нецелесообразно формально создавать новые комбинации. Такие комбинации можно предложить для видов *Tchernovia striata* Neuburg (Нейбург, 1964, с. 73—75, голотип на табл. 42, фиг. 9) и *T. alterna* Neuburg (Нейбург, 1964, с. 76, голотип на табл. 39, фиг. 2; табл. 41, фиг. 4), *Equisetinostachys striata* (Neuburg) S. Meyen, comb. nov. и *E. alterna* (Neuburg) S. Meyen, comb. nov.

Младшим синонимом *Equisetinostachys*, возможно, является название *Phyllostachya* Chachlov (Хахлов, 1964). По имеющимся изображениям и описаниям трудно судить, в каком отношении находятся виды рода *Phyllostachya* к *Equise-*

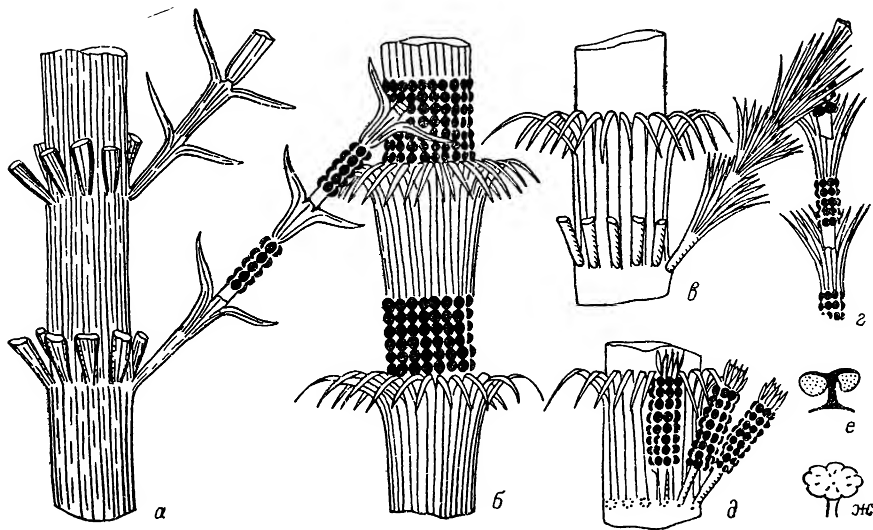


Рис. 3. Реконструкции побегов ангарских черновиевых.

а — *Phyllopitys heeri*; *б* — *Equisetinostachys*, неветвящийся фертильный побег; *в* — *Phyllotheca turnaensis*, вегетативный побег; *г* — *Equisetinostachys*, фертильная ветка; *д* — *Sendersonia matura*; *е*, *ж* — схема строения спорангиофора.

tinostachys и *Phyllopitys*. У последнего также известны фертильные зоны (Хахлов, 1964, табл. 3, фиг. 10; Meyen, 1971, табл. 11, фиг. 77, 78). Изолированные фертильные ветки типового вида *Phyllopitys heeri* (Schmalh.) Zalessky (рис. 5, *2* — см. вклейку) несут такие же влагалища, как и стерильные ветки (рис. 5, *1*), так что проблема с их определением не возникает. Их можно отнести к этому же роду и виду. Род *Phyllopitys* отличается необлиственным стеблем с ребристой поверхностью (рис. 5, *1*, *3*). Такие же стебли известны у растений, описанных H. R. Goeppert (1845) как *Anarthrocanna deliquescens* Goepp. J. Schmalhausen (1879) перевел этот вид в род *Phyllotheca* (рис. 5, *5*), а род *Anarthrocanna* Goepp. упразднил. Он отнес к *Phyllotheca deliquescens* фертильный побег (рис. 5, *4*), изображение которого неоднократно перепечатывалось в палеоботанических работах (библиографические ссылки, увеличенные фотографии и исправленный рисунок см. Meyen, 1971, с. 12, рис. 12; табл. 10, фиг. 67—70). Размеры и форма влагалищ этого экземпляра вполне соответствуют таковым стерильных побегов *Phyllotheca deliquescens* (Goepp.) Schmalh. из тех же слоев. Возникает вопрос о родовой принадлежности этого вида. Изолированные фертильные ветки удовлетворяют диагнозу *Equisetinostachys*, но по отсутствию листьев на стебле этот вид ближе к *Phyllopitys*. Самостоятельность последнего рода не вызывала сомнений у палеоботаников, но морфология побегов интерпретировалась ошибочно. Влагалища трактовались как ребристые междоузлия, а листья на боковых веточках считались свободными. Ветвящиеся побеги ошибочно относились к хвойным (рис. 5, *3*). Если считать отсутствие листьев на стебле достаточным основанием для самостоятельности рода, то в *Phyllopitys* перейдет вид *Phyllotheca deliquescens*, отличающийся от *Phyllopitys heeri* только более раскрытыми влагалищами. Однако тогда название *Phyllopitys* оказывается младшим синонимом ранее упраздненного названия *Anarthrocanna*, типом которого является *A. deliquescens* (единственный вид рода).

Правильно было бы восстановить род *Anarthrocanna*, отнеся к нему, помимо типового вида, все виды *Phyllopitys*. Но можно включить название *Phyllopitys* в число консервируемых (nomina conservanda). Название *Anarthrocanna* исчезло из литературы после упоминавшейся работы Шмальгаузена, тогда как название *Phyllopitys* широко вошло в палеоботаническую и стратиграфическую литературу. До принятия номенклатурного решения необходимо более обстоятельно изучить типовой вид *A. deliquescens*, и в частности попытаться получить топотипический материал, поскольку голотип вида утрачен.

В литературе указывалось еще несколько типов фертильных побегов ангарских членистостебельных. Это роды *Angarotheca* Chachlov, *Apocalamites* Radczenko (Радченко, 1957; Boureau, 1964) и часть образцов, отнесенных Рассказовой (1961) к *Autophyllites polystachyus* Rasskazova. Первый род описан по ребристым побегам, в узлах которых расположены вытянутые скопления каких-то вздутий. Типовой материал был изучен одним из авторов статьи (С. Мейен) в музее Томского государственного университета, но расшифровать природу вздутий не удалось. Г. П. Радченко (1957) считал, что *Angarotheca* — это фруктификации ангарских членистостебельных с листвой *Annularia*. Для реконструированного растения он предложил родовое название *Apocalamites*, которое номенклатурно незаконно. Поэтому незаконно и сем. *Apocalamitaceae*, некритически принятое в двух сводках E. Boureau (1964, 1971). На реконструкции *Apocalamites* показаны свободные листья на главном стебле. В пазухе одного из них изображен стробил, сложенный пельтатными спорангиофорами и увенчанный мутовкой листьев. Другая мутовка прикрепляется к оси стробила под нижней мутовкой спорангиофоров. Внешне эта реконструкция напоминает *Sendersonia*, у которой, однако, листья на главном стебле срастаются в цилиндрическое влагалище и фертильная зона не подстилается мутовкой листьев.

Побеги *Autophyllites polystachyus*, которые Рассказова считала фертильными, в действительности стерильны. За скопление спорангиев были приняты густые и длинные волоски, покрывающие листья.

Таким образом, если не считать *Calamostachys* и фруктификаций, ассоциирующих со сфенофиллами, фертильные побеги ангарских членистостебельных укладываются в следующие типы.

1) Неветвящиеся побеги несут фертильные зоны, разделенные цилиндрическими или коническими листовыми влагалищами (рис. 3, *б*; 4, *б*). Это *Equisetinostachys gorelovae* и *E. stenophylloides*, а также, возможно, фруктификации, названные Нейбург *Stephanostachys borealis* (см. выше).

2) Фертильные зоны собраны на ветках, отходящих от необлиственного стебля (рис. 3, *а*). Это *Phyllopitys heeri* и фертильные ветки, сходные с упомянутым оригиналом Шмальгаузена, отнесенным к *Phyllotheca deliquescens* (рис. 5, *5*). Влагалища веток плотно прижаты к осям (*P. heeri*) или открытые (*P. deliquescens*).

3) Фертильные зоны собраны на ветках (рис. 3, *г*), отходящих от стебля с цилиндрическими влагалищами (рис. 3, *в*). Это *Equisetinostachys striata* и *E. alterna*, а также побеги с фертильными ветками, описанные в литературе как *Phyllotheca*, *Koretrophyllites*, *Phyllostachya*, *Tchernovia* и *Sorocaulus* (?).

4) Ветки редуцированы до единственной фертильной зоны, венчаемой пучком модифицированных листьев. Это *Sendersonia matura* S. Meyen et Menshikova (рис. 3, *д*).

Побеги первых трех типов укладываются в сем. *Tchernoviaceae* (Meyen, 1969, 1971). У рода *Sendersonia* имеется подобие стробилов, что сближает его с *Calamostachyales*. Но по остальному комплексу признаков *Sendersonia* очень близка к черновиевым: это строение влагалищ, прохождение пучков через узлы, строение спорангиофоров, отсутствие брактей между мутовками спорангиофоров. *Sendersonia* можно легко вывести из черновиевых, допустив лишь редукцию веток до одной фертильной зоны, при этом облиствение узла, с которым связана фертильная зона, редуцируется до пучка свободных модифицированных листьев. Поэтому *Sendersonia* включается в сем. *Tchernoviaceae* (см. новый диагноз).

Родственные связи сем. *Tchernoviaceae*

По расположению спорангиофоров на стебле множественными мутовками, неразделенными мутовками брактей, черновиевые близки к нижнекарбоновым членистостебельным, нередко относимым к сем. *Asterocalamitaceae* и описанным под названиями *Bornia radiata* Brongn. (Renault, 1893—1896), *Protocalamostachys* Walton и *Pothocites* Paterson. Пельтатные спорангиофоры *Bornia radiata* сидят несколькими мутовками, брактеи отсутствуют. B. Renault указал, что фертильные зоны венчают ветки и могут быть разделены мутовками листьев, но фруктификаций последнего типа не изобразил. У *Protocalamostachys* (Walton, 1949) ножки спорангиофоров сближены попарно и дистально разделены на две

загнутые назад ветви с терминальными спорангиями, обращенными к оси. Брактеи не обнаружены. Род *Pothocites* описан по отпечаткам и, видимо, имеет организацию, сходную с *Protocalamostachys*, но ножка спорангиофора делилась на четыре ответвления. Эти три типа фруктификаций сочетаются с вегетативными побегами *Asterocalamites* Zeiller (*Archaeocalamites* Stur), с проводящими пучками, прямо проходящими через узлы, и повторно дихотомирующими листьями. (Согласно «Международному кодексу ботанической номенклатуры» (1980), данные побеги должны называться *Calamites* Brongn., причем это родовое название консервировано. Палеоботаники единодушно игнорируют эту консервацию, поскольку во всей мировой литературе название *Calamites* применяется к сердцевинным отливам с ребрами, чередующимися в узлах.)

Учитывая сходство в строении и расположении спорангиофоров, можно представить филогенетическую связь ангарских черновиевых с этими раннекарбоновыми растениями, тем более что сердцевинные отливы типа *Asterocalamites* встречаются в нижнем карбоне Ангариды. Есть сходство и в организации проводящей системы обеих групп (прямое прохождение проводящих пучков через узлы). Среди *Asterocalamites* указывались формы, узлы которых не отмечены латеральным соединением проводящих пучков и устанавливаются лишь по уровню отхождения листовых следов. Нечто подобное как будто наблюдается у некоторых ангарских членистостебельных.

По морфологии вегетативного побега ангарские черновиевые сходны с гондванскими *Gondwanostachyaceae* (Meyen, 1969, 1971), но отличаются фруктификациями. У *Gondwanostachyaceae* спорангиофоры сидят одной мутовкой, дважды дихотомируют и каждая ветвь несет щиток с четырьмя висячими спорангиями. Если гондванские побеги ориентированы правильно, то они отличаются от черновиевых расположением спорангиофоров в нижней части междоузлия. У черновиевых фертильные зоны всегда лежат под узлом и, видимо, связаны с ним и принадлежащими ему листьями в единый морфогенетический блок. На это указывает то, что у *Sendersonia* редукция веток приводит к единственной фертильной зоне с остаточными листьями над ней, а не под ней. Сходство вегетативных побегов черновиевых и гондваностахиевых можно трактовать как эволюционный параллелизм.

По боковому расположению стробилов *Sendersonia* сходна с еврамерийским стефанским родом *Autophyllites* Grand'Eury, стробилы которого располагались в пазухе вильчатых листьев, сросшихся в самом основании. Стробилы сложены пельтатными спорангиофорами, брактей нет. Эти фруктификации изучены недостаточно, поэтому выделение особого сем. *Autophyllitaceae* (Boureau, 1964) преждевременно. Пока трудно судить о связи этих растений с черновиевыми.

Есть черты сходства черновиевых и современных хвощовых, которые обычно связываются филогенетически с еврамерийскими каламостахиевыми («каламитовыми»). Ch. Good (1975) объединяет каламостахиевые и хвощовые в одно семейство, а T. N. Taylor (1981) — в один порядок. Оба автора считают несущественным присутствие брактей в стробилах каламостахиевых. Отсутствием брактей *Equisetaceae* ближе к *Tchernoviaceae*, но у последних ранее были известны лишь многоярусные фертильные зоны. Открытие *Sendersonia* показывает, что образование стробилов из фертильных зон вполне возможно. У *Equisetaceae* и *Tchernoviaceae* наблюдается сходное изменение влагалищ от стебля (цилиндрические влагалища) к веткам (конические влагалища). У черновиевых, как и у *Equisetum* L., веточные рубцы приурочены к концам комиссур (рис. 4, *1*, *2*), т. е. чередуются с листьями. Таким образом, ветвление было внепазушным. Правда, у черновиевых ребра и борозды соседних междоузлий в узлах противопоставлены, а не чередуются, но, как отмечает D. Bierhorst (1959), у современных хвощей соотношение проводящих пучков смежных междоузлий в узлах гораздо сложнее, чем изображаемое в учебниках четкое чередование. Филогенетическую связь обоих семейств нельзя исключать.

Сем. *Tchernoviaceae* S. Meyen, 1969

Диагноз. Растения травянистые. Стебель неветвящийся или несет мутовки облиственных веток. Листовые влагалища цилиндрические (на ветвящемся стебле) или конические. Стебли, несущие ветки, могут быть необлиствен-

ными. Спорангиофоры пельтатные. Спорангии прикреплены к щитку широким основанием, полностью закрывают нижнюю поверхность щитка, иногда срастаются (?) боковыми стенками. Ножка спорангиофора короткая неветвящаяся. Мутовки спорангиофоров собраны в фертильные зоны, расположенные под узлами, или боковые стробилы, венчаемые мутовкой модифицированных листьев.

Родовой состав. Семейство включает роды *Tchernovia*, *Equisetinostachys*, *Sendersonia*, *Phyllopitys*, *Anarthrocanna*, *Koretrophyllites*, а также часть видов родов *Phyllotheca* и *Paracalamites*, рассматриваемых как формальные, т. е. их разные виды могут принадлежать разным семействам. Гондванские виды *Phyllotheca* и *Paracalamites* хотя бы частично принадлежат к *Gondwanostachyaceae*. Некоторые ангарские представители *Paracalamites* принадлежат к *Calamostachyaceae*, о чем свидетельствуют приведенные выше данные о сочетании сердцевинных отливов типа *Paracalamites* (рис. 2, *2*) со стробилами *Calamostachys* и листвой *Annularia*. Заметим, что на сердцевинных отливах *Paracalamites* в отличие от каламитовых никогда не наблюдается следов отхождения веток.

Род *Sendersonia* S. Meyen et Menshikova, gen. nov.

Диагноз. Фертильные побеги облиственные. Листья срастались нижними частями в высокие цилиндрические влагалища. Проводящие пучки смежных междоузлий противопоставлены в узлах. Непосредственно под узлом (или в узле) прикрепляются стробилы, расположенные одной мутовкой. Ось стробила голая снизу, выше покрыта мутовками пельтатных (типа Tchernovia) спорангиофоров. Спорангии овальные. Стробил венчается пучком стерильных листьев.

Тип: *S. matura* S. Meyen et Menshikova.

Sendersonia matura S. Meyen et Menshikova

(рис. 3, *д*; 6; 7, *1—5* — см. вклейку)

Видовой эпитет matura, лат. — зрелая.

Голотип: ГИН АН СССР № 4570/44, 47 (противоотпечаток), «Суриекова» (рис. 6, 7, *1—3*).

Диагноз. Тот же, что и у рода.

Описание. В коллекции имеются около 50 экземпляров (большей частью из типового местонахождения), среди них около 30 — фертильные побеги. Стебель до 3 см в ширину. Длина междоузлий до 3.5—4 см. Листовые влагалища высотой до 1 см (рис. 6, 7, *2—4*). Средние жилки листьев во влагалищах не видны, комиссуры резкие и глубокие. Ширина листьев во влагалище 0.5—0.8 мм. Свободные части листьев оборваны по внешней кромке влагалищ (или опали по отделяющему слою, как у некоторых современных хвощей). В декортицированных участках видно прямое прохождение проводящих пучков через узел (рис. 6, внизу). Стерильные ветки не найдены. Фертильные ветки имеют вид стробилов, ножка шириной около 2 и длиной 2—4 мм. Далее идет фертильная зона шириной 3—4 и длиной около 10 мм, венчаемая пучком тонких листьев длиной около 3 мм (рис. 7, *4*, *5*). Спорангиофоры расположены по 4—6(?) в мутовке. К щитку диаметром 2—2.5 мм прикрепляются 6 грушевидных спорангиев (они расширены к краю щитка и сужены в сторону ножки).

Место прикрепления стробилов к оси не вполне определенно. Обычно у ангарских филлотек, например у *Phyllotheca turnaensis*, узел на отпечатках стеблей не отмечен поперечной структурой (ребром или бороздой), а о его положении можно судить лишь по проксимальным окончаниям комиссур (рис. 7, *6*). При этом даже на заведомо ветвящихся побегах в узле обычно не видно следов веточных рубцов. Можно было бы полагать, что ветки *P. turnaensis* прикреплялись к стеблям где-то внутри влагалища, но тогда трудно понять, почему влагалища строго цилиндрические, с совершенно параллельными краями на отпечатках (рис. 7, *6*; Meyen, 1971, рис. 2; табл. 2, фиг. 14; табл. 3, фиг. 15—20; табл. 4, фиг. 21). В нашей коллекции есть лишь один уже упоминавшийся эк-

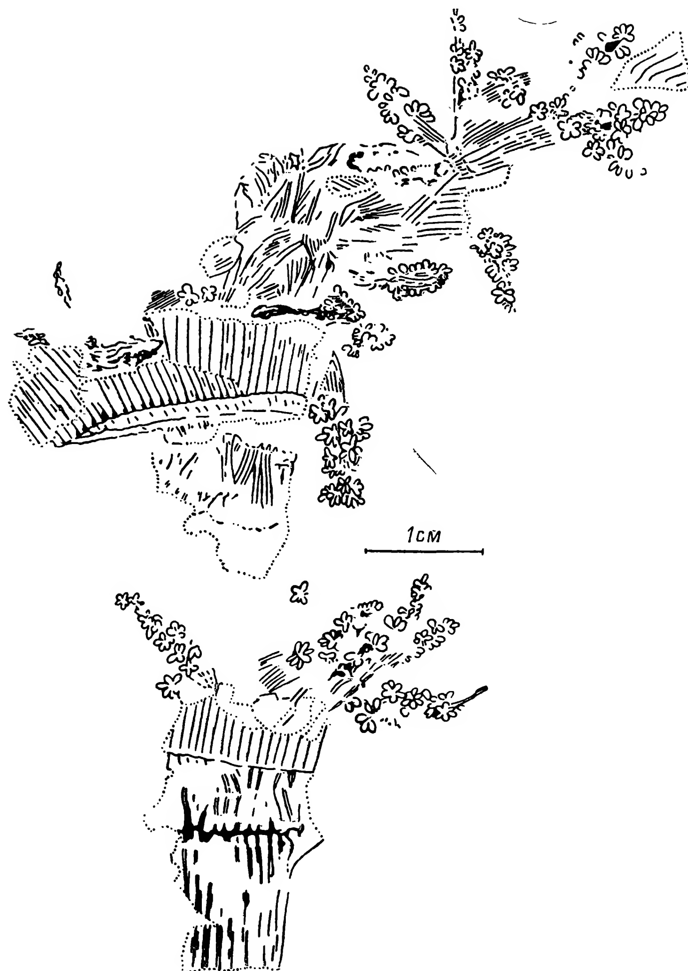


Рис. 6. *Sendersonia matura*, голотип № 4570/44.

Фотографии см. на рис. 7, *1—3* — вклейка. «Суриекова».

земпляр (рис. 4, *1*, *2*; Нейбург, 1948, табл. 8, фиг. 4; Meyen, 1971, рис. 1; табл. 1, фиг. 3, 4), на котором отчетливые веточные рубцы приурочены к проксимальному окончанию комиссур, т. е. здесь ветвление было явно внепазушным и ветки в узле чередовались с листьями, хотя число веток в узле более чем вдвое меньше числа листьев. (Нельзя исключать, что эти рубцы принадлежат придаточным корням).

У *S. matura* влагалища устроены так же, как и у *P. turnaensis*. И здесь можно видеть комиссуры, проксимально оканчивающиеся на одном уровне, соответствующем узлу. На этом уровне веточных рубцов на отпечатке поверхности стебля нет, но тому же узлу явно принадлежат окружающие его стробилы с оборванными нижними частями (рис. 6, 7, *2*, *3*). Влагалища *S. matura* строго цилиндрические, о чем можно судить по параллельности комиссур. У одного экземпляра (рис. 7, *4*, *5*) нижние части стробилов сохранились полнее и препарирование показало, что лишенная спорангиофоров часть стробила налегает снаружи на влагалище.

Местонахождения: 1) «Суриекова» (типовое местонахождение), около 50 экз.; 2) «Менчерепская-5850», глубина 208.4 м, в 15 м выше пласта Спутника Красногорского, 1 экз.; 3) там же, глубина 333.3 м, в 30 м выше пласта Инского III, 1 экз.; 4) там же, глубина 384.0 м, в 12 м ниже пласта Инского II, 1 экз.

ЛИТЕРАТУРА

Вербицкая Н. Г., Радченко Г. П. (1968). Новые сибирские членистостебельные. В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР, 2, 1. М., Недра. — Горелова С. Г. (1960). Новый позднепермский кузнецкий корэтрофиллит. В кн.: Новые виды, древних растений и беспозвоночных СССР, 1. М., Госгеотехиздат. — Горелова С. Г. Меньшикова Л. В., Халфин Л. Л. (1973). Фитостратиграфия и определитель растений верхнепалеозойских угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Тр. Сиб. н.-и. инст. геол., геофиз. и мин. сырья, 140. — Международный кодекс ботанической номенклатуры (1980). Л., Наука. — Меннер В. В., Сарычева Т. Г., Черняк Г. Е. (1970). Стратиграфия каменноугольных и пермских отложений Верхоянья. Тр. Н.-и. инст. геол. Арктики, 154. — Нейбург М. Ф. (1948). Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. Палеонтология СССР, 12, 3 (2). — Нейбург М. Ф. (1964). Пермская флора Печорского бассейна, 2. Членистостебельные. Тр. Геол. инст. АН СССР, 111. — Радченко Г. П. (1957). Морфолого-анатомические особенности некоторых раннекаменноугольных растительных типов Кузнецкой провинции. В кн.: Сборник памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л., Изд. АН СССР. — Рассказова Е. С. (1961). Членистостебельные верхнего палеозоя из Тунгусского бассейна. Н.-и. инст. геол. Арктики, сб. статей по палеонтол. и биостратигр., 23—24. — Хахлов В. А. (1964). Верхнепалеозойская флора севера Сибири. 1. Хвощовые. Томск, Изд. ТГУ. — Bierhorst D. W. (1959). Symmetry in Equisetum. Amer. J. Bot., 46, 3. — Boureau E. (1964). Traité de paléobotanique. 3. Sphenophyta, Noeggerathiophyta. Paris. — Boureau E. (1971). Les Sphénophytes. Biologie et histoire évolutive. Paris. — Goeppert H. R., In: Tchihatcheff P. A. (1845). Voyage scientifique dans l'Altai oriental. Paris. — Good Ch. W. (1975). Pennsylvanian-age calamitean cones, elater-bearing spores and associated vegetative organs. Palaeontographica, 153B, 1—3. — Gorelova S. G. (1978). The flora and stratigraphy of the coal-bearing Carboniferous of Middle Siberia. Palaeontographica, 165B, 1—3. — Meyen S. V. (1969). New data on relationship between Angara and Gondwana Late Palaeozoic floras. In: Gondwana stratigraphy IUGS Symposium, Buenos Aires, 1—15 October 1967. Paris. — Meyen S. V. (1971). Phyllotheca-like plants from the Upper Palaeozoic flora of Angaraland. Palaeontographica, 133B, 1—3. — Renault B. (1893—1896). Bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac. Fasc. 4. Flore fossile. 2-ème partie. In: Études des Gîtes Mineraux de la France. Paris (Atlas, 1893; Texte, 1896). — Schmalhausen J. (1879). Beiträge zur Jura-Flora Rußlands. Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 7, 27, 4. — Taylor T. N. (1981). Paleobotany. N. Y. etc. — Walton J. (1949). On some Lower Carboniferous *Equisetineae* from the Clyde Area. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 61, 3, 26 — Zalessky M. D. (1929). Observations sur quelques végétaux fossiles nouveaux. Bul. Soc. Géol. France, sér. 4, 29, 3—5.

Геологический институт АН СССР,
Москва.

Получено 22 VI 1981.

SUMMARY

Fructifications of the Upper Palaeozoic Angara articulates are reviewed. The fructifications of the family *Tchernoviaceae* are classified into four major types: 1) unbranched stem with fertile zones (*Equisetinostachys* p. p.); 2) leaf-less main stem bears branches with fertile zones (*Phyllopitys*, *Equisetinostachys* p. p.); 3) main stem with cylindrical sheaths bears branches with fertile zones (*Equisetinostachys* p. p.); 4) same stem bears fertile branches reduced to a single strobilus-like fertile zone crowned by a bunch of modified leaves (*Sendersonia*). It is suggested to include into the genus *Tchernovia* isolated sporangiophores only. An amended diagnosis of the family *Tchernoviaceae* is given. The family is phylogenetically linked with the Early Carboniferous family *Asterocalamitaceae*. *Sendersonia matura* gen. et sp. nov. is described.

УДК 581.145.2 : 581.84 : 582.893

Л. К. Сафина, М. Г. Пименов

КАРПОАНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА *FERULA* ПОДРОДА *PEUCEDANOIDES* (*APIACEAE*) В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ РОДА

L. K. SAFINA, M. G. PIMENOV. THE CARPOANATOMICAL FEATURES OF THE SPECIES OF THE GENUS *FERULA*, OF THE SUBGENUS *PEUCEDANOIDES* (*APIACEAE*) IN CONNECTION WITH THE SYSTEMATICS OF THE GENUS

Проведено исследование анатомической структуры плодов 37 видов рода *Ferula*, относящихся по системе Е. П. Коровина к подроду *Peucedanoides*. Составленное детальное описание строения плодов видов этого подрода служит дополнением к монографическому описанию ферул в работах Коровина. Несмотря на наличие у всех изученных видов сходного по общему плану строения плода, виды подрода *Peucedanoides* имеют немало диагностических карпологических признаков. Наиболее существенны с таксономической точки зрения 16 таких признаков, каждый из которых представлен 2—4 вариантами На основе совокупности карпологических особенностей проведена группировка видов подрода *Peucedanoides*, в которой выделены 8 основных групп, часть из них разделяется на подгруппы. Эта группировка сопоставлена с таксономическими отношениями видов, выявленных при анализе других групп признаков, в том числе морфологических и химических, и всей их совокупности.

При создании системы рода *Ferula* L., в наиболее полном виде опубликованной в иллюстрированной монографии рода (Коровин, 1947), анатомические признаки плодов были использованы только частично. Однако в ряде работ было показано, что в анатомии перикарпия видов этого рода есть немало диагностических особенностей, которые могут быть использованы в его систематике (Кирьялов, Будкевич, 1948; Первухина, 1950; Пименов и др., 1975; Сафина, 1976, 1978). Это позволяет высказать предположение, что карпоанатомические признаки были несколько недооценены монографом рода и в дальнейшем они станут непременными элементами описаний и классификации представителей рода *Ferula*.

В систематике подрода *Peucedanoides* (Boiss.) Korov. в настоящее время возникают те же проблемы, что и в таксономии всего рода *Ferula*. Е. П. Коровин в трактовке объема этого подрода значительно отошел от первоначального понимания секции *Peucedanoides* Boiss. Этот подрод стал в системе Коровина крупнейшим в роде. Подрод подразделяется на две секции — *Xeronarthex* Korov. с двумя группами и *Macrorhiza* Korov. с четырьмя группами. Накопленная в последнее время новая информация не совсем укладывается в представления Коровина о взаимоотношениях видов в пределах подрода *Peucedanoides* и об отношениях этого подрода с другими внутриродовыми таксонами (Пименов и др., 1978). Такой вывод неизбежно возникает при анализе распределения в роде *Ferula* терпеноидов (Борисов и др., 1977), а также при сравнении кариотипов видов этого рода (Турков и др., 1978; Соловьева и др., 1982). Особенно значительные расхождения наблюдаются в секции *Macrorhiza* — явно сборной.

Немало трудных вопросов существует в таксономии подрода *Peucedanoides* на видовом уровне. К этому подроду принадлежит сложный цикл форм, родственных *F. ovina* (Boiss.) Boiss., отличающихся значительной изменчивостью вегетативных органов, что затрудняет разграничение видов.

Предпринимая широкое изучение анатомического строения плодов представителей подрода *Peucedanoides*, до сих пор изученных в этом отношении весьма

поверхностно, мы ставили перед собой задачу отыскания новых таксономических и филогенетических критериев, сопоставления карпологической вариабельности с изменчивостью других признаков.

Мы изучали анатомическое строение плодов 37 видов рода *Ferula* флоры СССР, которые в системе Коровина относятся к подроду *Peucedanoides*. Материал для исследования был собран в природе на территории Средней Азии, Казахстана и Закавказья или получен из гербариев (LE, MW, AA, TAK, TAD, FRU и др.).

Исследованы преимущественно поперечные срезы зрелых плодов (в средней части). Срезы получены на микротоме с замораживающим устройством (ТОС-2), толщина срезов — 10—30 мкм. Предварительно сухие плоды выдерживали на водяной бане 10—15 мин и дополнительно размягчали в хлоралгидрате 1—5 мин. Окраска проводилась флороглюцином с соляной кислотой (для одревесневших оболочек), хлор-цинк-иодом (для целлюлозных оболочек), суданом-III (для кутикулы и жировых веществ). Схемы выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4, микрофотографии — с помощью микроскопа МБИ-15. Измерения осуществляли окулярмикрометром.

Полученные данные позволили дать подробную карпоанатомическую характеристику большинству отечественных видов подрода *Peucedanoides* и тем самым дополнить монографический обзор Коровина (1947), выявить дополнительные диагностические признаки видов, выделить группы видов, сходных по структуре плодов, и сопоставить дифференциацию видов по карпологическим признакам с их систематическими отношениями, найденными в результате анализа иных групп признаков и всей их совокупности.

В данной статье мы даем общую характеристику структуры плодов подрода *Peucedanoides*, отмечаем стабильные и варьирующие признаки, в последнем случае указываем варианты того или иного гистологического элемента и на основании всей совокупности особенностей карпоанатомии группируем виды подрода.

Мерикарпии всех изученных нами видов рода *Ferula* подрода *Peucedanoides* сильно сжаты со спинки, плоские и лишь редко (как, например, у *F. tenuisecta*) со спинной стороны слегка выпуклые, с более или менее широкими крыловидными краевыми ребрами и тонкими, обычно нитевидными спинными ребрами (рис. 1, *А—Д*). Мерикарпии варьируют по форме и размерам (табл. 1). У большинства видов они овальные, широкоовальные или овально-ланцетные. Размеры плодов (средние значения) варьируют от 8.3 до 13.4 мм дл. и от 4.2 до 6.7 мм шир.; отношение длины к ширине довольно константно в пределах подрода (1.8—2.2).

Краевые ребра плодов видов этого подрода обычно более узкие, чем, например, в секции *Palaeonarthex* Korov., однако есть несколько видов со сравнительно широкими краевыми ребрами плодов. У большинства видов подрода ширина крыла по отношению к поперечнику семени колеблется в пределах 18—32%, причем иногда она довольно сильно варьирует даже у одного и того же вида. Плоды с относительно широкими краевыми ребрами (32—44% поперечника семени) имеют *F. potaninii*, *F. lapidosa*, *F. rubroarenosa*. У *F. pallida*, *F. varia*, *F. korshinskyi*, *F. penninervis*, *F. grigoriewii* этот показатель составляет 47—58%. На поперечных срезах выявляются различия в толщине краевых ребер и в их ориентации у разных видов. Тонкие ребра (отношение толщины ребра к его ширине 0.11—0.14) наблюдаются у *F. varia*, *F. pallida*, *F. potaninii*, средние (0.22—0.30) — у *F. akitschkensis*, *F. dissecta*, *F. penninervis*, *F. ovina*, *F. grigoriewii* и относительно толстые (0.34—0.41) — у *F. tenuisecta* и *F. ceratophylla*. У группы видов (особенно это заметно у *F. potaninii*) краевые ребра повернуты под некоторым углом на комиссуральную сторону, так что в зрелом плоде два мерикарпия соприкасаются друг с другом концами их краевых ребер.

Спинные ребра мерикарпиев у большинства видов почти не выступающие. У плодов *F. ovina*, *F. potaninii*, *F. ugamica*, *F. varia* и *F. karataviensis* эти ребра на поперечных срезах слабо прослеживаются, однако со спинной стороны они заметны благодаря различиям в окраске ребер и остальной поверхности, которую лишь условно можно назвать ложбинками. У *F. dshizakensis*, *F. rigidula*, *F. pachyphylla* и других видов спинные ребра мерикарпиев выражены несколько более четко; по крайней мере они хорошо различимы на поперечных срезах.

Морфометрическая характеристика плодов некоторых

Вид	Размер плода, мм		Толщина перикарпия, мкм		Краевое ребро, мкм	
	длина	ширина	ребро	ложбинка	ширина	толщина
F. grigoriewii	11.9±0.39	6.39±0.31	230±25.5	110±8.9	1676±75.0	502±35.2
F. ceratophylla	12.1±0.23	5.5±0.17	296±18.6	191±11.3	808±27.1	334±14.2
F. ovina	8.3±0.24	4.2±0.23	402±14.9	430±24.5	886±26.7	260±17.1
F. dissecta	8.6±0.36	5.3±0.20	173±11.3	143±12.1	904±25.2	204±19.0
F. tenuisecta	13.4±0.58	6.3±0.25	362±28.0	388±40.9	992±55.4	334±5.1
F. sumbul	12.6±0.25	5.9±0.05	105±5.6	64±1.9	846±104.2	116±2.4
F. ugamica	8.9±0.52	4.4±0.14	98±5.6	111±7.1	586±11.7	220±6.3
F. akitschkensis	10.9±0.48	5.4±0.23	162±5.8	121±6.4	948±65.3	208±10.2
F. varia	12.5±0.13	6.7±0.24	104±6.9	107±7.7	1782±35.7	204±9.8
F. penninervis	12.0±0.39	5.7±0.33	296±17.8	243±12.8	1530±64.4	376±28.5

Наконец, максимального в данном подроде развития спинные ребра достигают у *F. ceratophylla*, *F. leucographa*, *F. penninervis*, хотя и у этих видов они в несколько раз у́же, чем краевые крыловидные ребра.

Со спинной поверхности мерикарпии изученных видов покрыты экзокарпием (эпидермой), который прерывается у конца краевых ребер у большинства видов и лишь у некоторых (например, у *F. sumbul*) слегка огибает дистальный конец. Комиссура у всех этих видов, следовательно, широкая. Опушение спинной поверхности мерикарпиев в подроде *Peucedanoides* не встречается совершенно. Клетки эпидермы у *F. sumbul* и *F. kirialovii* более или менее радиально вытянуты, у *F. grigoriewii* несколько расширены в тангентальном направлении. Для ряда видов характерны неодинаковые по форме и размерам клетки на разных участках эпидермы — почти квадратные в сечении в районе ребра и тангентально вытянутые между ребрами. Таков экзокарпий *F. tenuisecta*, *F. tschimganica*, *F. ferganensis*, *F. leucographa* и некоторых других видов. У этих видов клетки эпидермы с сильно утолщенными наружными и внутренними стенками (утолщение стенок колленхиматоидного типа). Слабее утолщены стенки клеток экзокарпия у *F. pachyphylla* и *F. ceratophylla*, а у *F. grigoriewii*, *F. penninervis* и *F. olgae* наружные и внутренние стенки утолщены одинаково. Реже толстые наружные стенки сочетаются с очень тонкими внутренними (*F. sumbul*). У *F. penninervis* в отличие от всех других видов подрода в клетках эпидермы встречаются тонкоигольчатые сферокристаллы желтоватого цвета. Слой кутикулы, покрывающий экзокарпий, обычно тонкий и гладкий, лишь у *F. ceratophylla* отмечена волнистая, а у *F. sumbul* складчатая кутикула. У некоторых видов развивается субэпидермальный слой, который также прерывается у дистального конца краевых ребер. Клетки этого слоя имеют колленхиматоидное утолщение стенок (*F. tenuisecta* и др.).

Лежащий под субэпидермой слой иногда отличается от основной паренхимы мезокарпия размерами и формой клеток. Этот слой дифференцирован не у всех видов, в частности он неразличим у *F. penninervis*, *F. varia*, *F. dissecta*; обычно он развит у группы видов, близких к *F. ovina*. Особенно ясно этот слой прослеживается в районе спинных ребер.

Основная паренхима мезокарпия обычно тонкостенная, состоящая из более или менее изодиаметрических клеток, образующих несколько слоев. Число слоев у разных видов неодинаково — от 2—3 у *F. varia* до 6—8 у *F. tenuisecta*. Обычно клетки, окружающие проводящие пучки, более мелкие и сохраняются в зрелых плодах, в то время как многие более крупные клетки остальной части мезокарпия на этой стадии развития деформируются или разрушаются. Клетки, расположенные над ложбиночными секреторными канальцами, в плодах *F. tenuisecta*, *F. rubroarenosa* и некоторых других видов тангентально расширены.

Во внутренней части мезокарпия развит характерный для всего рода *Ferula* механический слой — так называемый гипэндокарпий, или склерокарпий.

ица 1

видов рода *Ferula* подрода *Peucedanoides*

Канальцы, мкм							
ложбиночные		комиссуральные					
ширина	толщина	ширина	толщина	ширина	толщина	ширина	толщина
398±25.6	49.5±5.2	232±17.1	53±5.4	498±20.6	67±3.7	377±7.0	69±3.3
626±36.3	142±10.2	364±39.8	142±10.3	262±18.5	89±7.1	136±12.1	66±3.7
890±63.0	396±52.8	608±49.2	174±15.0	414±22.0	114±12.1	156±18.0	59±9.4
650±64.5	208±18.4	534±11.3	124±11.3	260±32.1	92±12.4	96±7.6	44±6.8
984±43.1	338±27.8	689±47.6	246±24.4	336±19.6	120±17.9	238±16.2	102±13.1
236±8.1	54±7.3	222±4.9	84±27.1	171±9.5	41±1.0	—	—
408±32.3	58±10.1	268±8.6	50±3.2	180±7.1	23±1.2	118±8.6	19±2.9
406±16.3	94±9.3	248±39.3	57±3.0	—	—	—	—
454±19.6	64±7.6	388±15.6	38±3.7	—	—	—	—
754±45.9	108±4.9	748±20.8	120±6.3	—	—	—	—

Обычно он описывается в литературе, посвященной карпологии ферул и зонтичных трибы *Pastinaceae* K.-Pol. emend. Manden., как специфичный, сходный у разных видов гистологический элемент, отличающий их от таксонов, лишенных в плодах подобного слоя. Наши исследования подрода *Peucedanoides* показывают значительную неоднородность гипэндокарпия у разных видов. Во-первых, не все виды имеют сплошной гипэндокарпий. Исключением в этом отношении является *F. grigoriewii*, у которой даже на самых поздних стадиях развития плода внутренний слой мезокарпия, топографически соответствующий гипэндокарпию, редуцирован, и здесь наблюдаются лишь группы клеток паренхимы со слегка утолщенными целлюлозными оболочками. Гипэндокарпий из более или менее прозенхимных элементов с утолщенными целлюлозными оболочками свойствен *F. penninervis*. У остальных изученных нами видов подрода *Peucedanoides* гипэндокарпий вполне может быть назван и склерокарпием: он состоит из нескольких слоев вытянутых в тангентальном направлении клеток с утолщенными и лигнифицированными оболочками, имеющими округлые или округло-щелевидные поры. По преобладающему типу клеток можно различать волокнистый и прозенхимный (со слабо утолщенными оболочками) гипэндокарпий. Типичные волокна с толстыми оболочками, пронизанными поровыми каналами, с одного конца округлые, с другого — тупозаостренные, наблюдались нами в гипэндокарпии близких видов: *F. sumbul* и *F. urceolata*, а также у *F. soongarica* и *F. akitschkensis*. Более короткие волокна с утолщенными стенками и щелевидными порами образуют гипэндокарпий у *F. varia*, *F. korshinskyi* и *F. clematidifolia*. В этой группе видов в наружном слое гипэндокарпия встречаются вертикально (вдоль оси плода) ориентированные волокна. Прозенхимный гипэндокарпий отмечен у многих видов подрода: в частности он хорошо выражен у видов родства *F. tenuisecta*. В этом случае он состоит из сравнительно широких, удлиненных клеток со скошенными концами и слабо одревесневающими оболочками с крупными овальными или округлыми порами.

Волокнистый гипэндокарпий окружает эндокарпий сплошным футляром, а прозенхимный гипэндокарпий прерывается в районе спинных ребер, где находятся округлые, нередко ослизняющиеся клетки (см. ниже).

Значительное структурное разнообразие имеют виды рода *Ferula* подрода *Peucedanoides* в области спинного ребра мерикарпиев. В основании этих ребер нередко встречаются участки почти изодиаметрических ослизняющихся клеток. Эти участки можно отнести к гипэндокарпию, но в то же время они немного проникают в основание ребер, где иногда непосредственно соприкасаются с проводящими пучками. Подобные участки в основании краевых ребер иногда проникают примерно на одну треть их ширины. Ослизняющиеся клетки в основании ребер встречаются у *F. ovina* и ряда близкородственных видов, а также у тех видов, которые обычно имеют прозенхимный гипэндокарпий; отличается по этому признаку *F. rigidula*, у которой клетки в основании ребер паренхимные,

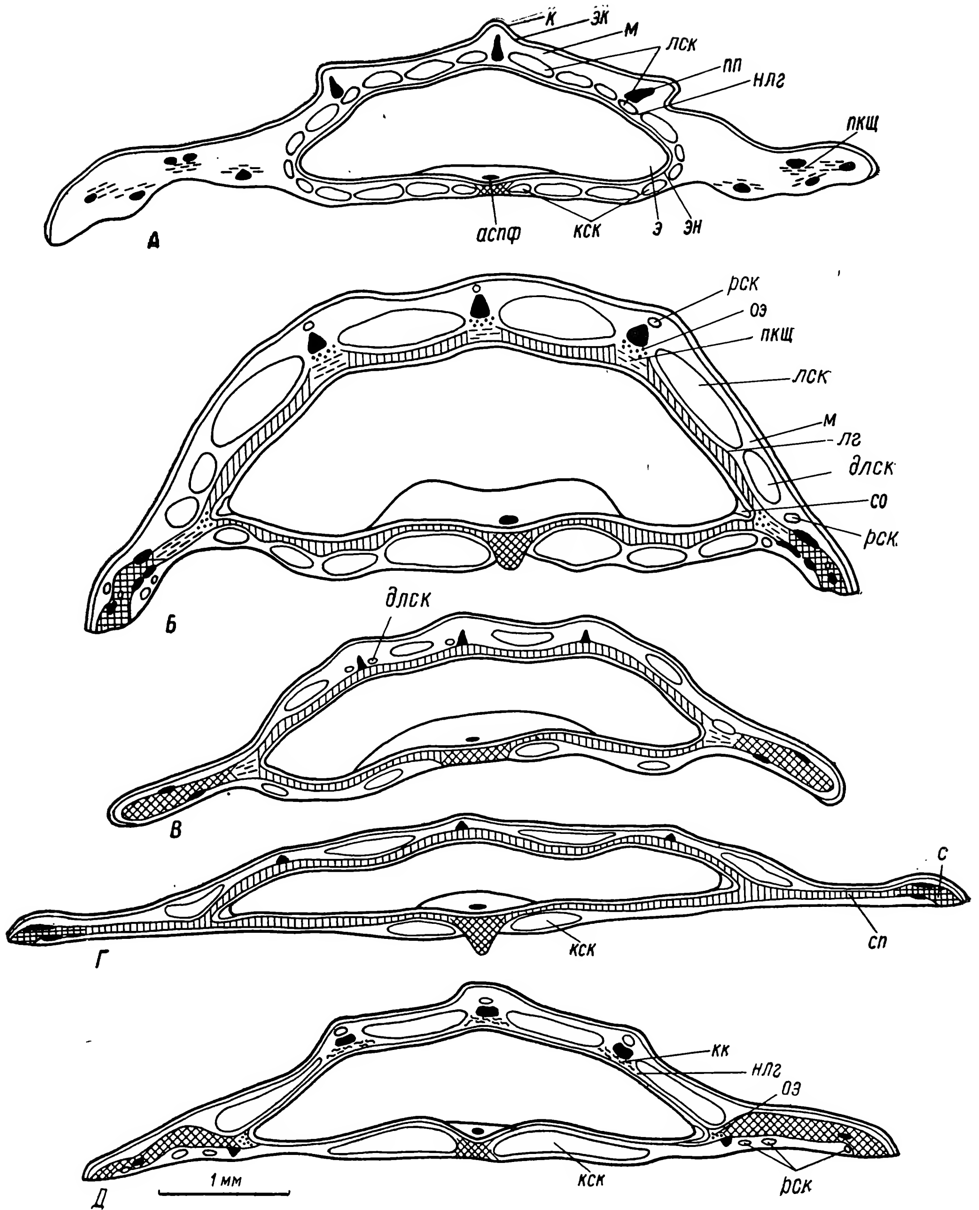


Рис. 1. Схемы поперечных срезов мерикарпиев видов рода *Ferula*.

А — *F. grigoriewii*, *Б* — *F. tenuisecta*, *В* — *F. sumbul*, *Г* — *F. varia*, *Д* — *F. penninervis*. *к* — кутикула, *эк* — экзокарпий, *м* — мезокарпий, *лг* — лигнифицированный гипэндокарпий, *нлг* — нелигнифицированный гипэндокарпий, *пкщ* — паренхимные клетки со щелевидными порами, *оэ* — ослизненные элементы, *кк* — клетки с колленхиматоидным утолщением стенок, *рск* — реберный секреторный каналец, *лск* — ложбиночные секреторные канальцы, *длск* — дополнительный ложбиночный секреторный каналец, *кск* — комиссуральные секреторные канальцы, *пп* — проводящий пучок, *с* — склеренхима, *сп* — склеренхимная перемычка, *эн* — эндокарпий, *со* — семенная оболочка, *э* — эндосперм, *аспф* — амфикрибральный сосудистый пучок фуникулуса.

но не ослизняющиеся. У видов с волокнистым гипэндокарпием ослизнение в основании ребер не наблюдается.

Проводящие пучки спинных ребер коллатеральные, причем флоэма иногда разделена ксилемой на две части. Флоэма частично облитерирована; в ксилемной части пучка иногда отчетливо заметны спиральные и точечные сосуды. К проводящему пучку примыкают участки склеренхимы, причем у одних видов склеренхима находится под ксилемой (*F. varia*, *F. oopoda* и некоторые другие), а у других, наоборот, она образует массив над флоэмой пучка (*F. pachyphylla*,

F. ceratophylla). У *F. sumbul* небольшие склеренхимные участки развиты по обе стороны от проводящих пучков спинных ребер.

В краевом ребре механический массив у большинства видов подрода *Peucedanoides* состоит либо из вертикально ориентированной склеренхимы, либо из прозенхимных клеток с сильно утолщенными и лигнифицированными оболочками. Лишь уже отмеченная выше как не имеющая лигнифицированного сплошного гипэндокарпия *F. grigoriewii* выделяется и гистологическим составом краевых ребер, состоящих из тонкостенных округлых паренхимных клеток и клеток со щелевидно-пористыми оболочками.

В краевых ребрах всегда проходят несколько проводящих пучков. У большинства изученных видов их 3, причем 2 расположены у основания массива склеренхимы, а один — по краю ребра. Каждый из этих пучков может частично или полностью расщепляться на 2 пучка. Волокнистые элементы, сопровождающие эти пучки, сливаются с массивом механической ткани краевого ребра. У *F. grigoriewii* такого массива нет; небольшие проводящие пучки находятся у этого вида по обе стороны оси ребра. У *F. varia* пучки несколько вытянуты в тангентальном направлении и двумя параллельными тяжами расположены по обе стороны склеренхимного массива. По 2 пучка в краевых ребрах мерикарпиев имеет и *F. penninervis*, но у этого вида один пучок проходит у основания ребра с комиссуральной стороны, а другой — по краю ребра.

Секреторная система плода у зонтичных вообще, и у рода *Ferula* в частности, дает много таксономически значимых признаков. Надо сказать, что из всех карпоанатомических признаков рода *Ferula* именно ее признаки до сих пор наиболее часто использовали в систематике рода, однако использовали довольно односторонне. Существенное таксономическое значение придавалось числу ложбиночных и в меньшей степени комиссуральных канальцев. Среди ферул есть виды с одиночными ложбиночными канальцами (на комиссуре тогда обычно их 2) и с многочисленными канальцами в ложбинках и на комиссуре. Этому различию Коровин придавал значение подродового критерия (в совокупности с некоторыми другими признаками, в частности характером рассечения пластинки листа). Подрод *Peucedanoides* Коровин в целом охарактеризовал как совокупность видов с одиночными ложбиночными канальцами мерикарпиев.

Однако секреторная система плода ферул даже одного рассматриваемого подрода имеет немало иных особенностей; нуждается в уточнении и детализации и само разделение видов на две указанные карпологические группы.

У изученных нами видов рода *Ferula* подрода *Peucedanoides* секреторная система плода довольно разнообразна: она состоит из ложбиночных секреторных канальцев, комиссуральных канальцев и внепучковых канальцев спинных и краевых ребер.

Ложбиночные канальцы у большинства видов действительно одиночные и у разных видов различаются по форме, размерам, наличию септ, ветвлению. Одиночные канальцы свойственны всем видам группы *F. ovina*, а также *F. varia* и близким видам *F. sumbul*, *F. urceolata* и др. У *F. grigoriewii* ложбиночные канальцы расположены по 3—4 в ложбинках, но не строго локализованы; их расположение скорее можно назвать циклическим, так как канальцы часто находятся под проводящими пучками спинных ребер и у основания краевых. На комиссуральной стороне у этого вида 6—8 канальцев. У *F. prangifolia* тоже обычно по 3 канальца в ложбинке, но один из них (центральный) всегда крупнее остальных, которые таким образом являются дополнительными. Дополнительные канальцы встречаются также у *F. pachyphylla*, *F. ceratophylla*, *F. tenuisecta*, *F. pallida*, *F. sumbul*, *F. urceolata*; они наблюдаются в латеральных ложбинках, а у двух последних видов — также и в центральных ложбинках, где располагаются вблизи проводящих пучков, причем у этих видов канальцы в сечении очень узкие.

На комиссуральной стороне у большинства видов по 2—3 канальца с каждой стороны, причем они неодинаковы по размерам — более крупные ближе к колонке, более мелкие — к периферии. Меньшая часть видов (*F. nuda*, *F. varia*, *F. oopoda*, *F. korshinskyi*, *F. clematidifolia*, *F. penninervis*, *F. olgae*, *F. kiria-*

lovii, *F. akitschkensis*, *F. soongarica*) имеет только по 2 канальца на комиссуре (по одному с каждой стороны).

Ложбиночные секреторные канальцы неодинаковы по величине у разных видов, они различаются по абсолютным размерам (табл. 1) и по отношению к ширине межреберной ложбинки. Крупные секреторные канальцы, заполняющие почти целиком ложбинки на спинной стороне мерикарпиев, свойственны *F. lapidosa*, *F. rubroarenosa*, *F. ovina*, *F. tenuisecta* и ряду близких видов, а также *F. penninervis*. Наоборот, у *F. varia* и *F. oopoda* канальцы мелкие и в сечении овальной или почти округлой формы, расположены в центре широких ложбинок.

Ложбиночные и комиссуральные канальцы у разных видов рода *Ferula* различаются по характеру их эпителия. У одних видов, например у *F. tenuisecta*, *F. ceratophylla*, *F. dshizakensis* и некоторых других, эпителий окрашен слабо. *F. nuda*, *F. dissecta*, *F. calcarea*, *F. euxina*, *F. varia*, *F. oopoda*, *F. tatarica*, *F. korshinskyi*, *F. clematidifolia*, *F. penninervis*, *F. akitschkensis*, *F. soongarica* имеют интенсивно окрашенные клетки эпителия секреторных канальцев.

Важным признаком секреторной системы плодов зонтичных является наличие или отсутствие септ у ложбиночных и комиссуральных канальцев. Этому признаку придавали большое значение Н. В. Первухина (1950) и L. Kapoor и B. Kaul (1967). В ранее опубликованной работе одного из авторов (Сафина, 1975) показано распространение септ у канальцев в некоторых группах зонтичных. Секреторные канальцы у большинства видов подрода *Peucedanoides* несептированные (31 вид из 37 нами изученных). Септы канальцев характерны для следующих видов: *F. varia*, *F. oopoda*, *F. korshinskyi*, *F. clematidifolia*, *F. penninervis* и *F. olgae*.

Своеобразной особенностью можно считать ветвление секреторных канальцев в верхней части плода, наблюдаемое лишь у *F. akitschkensis* (Сафина, Аменкулова, 1976).

Реберные секреторные канальцы преимущественно узкопросветные и особенно хорошо заметны у видов группы *F. ovina*. Они обычно по одному, реже по 2—3 сопровождают проводящие пучки в спинных и краевых ребрах. У *F. grigoriewii*, *F. varia*, *F. oopoda* и других видов реберные канальцы или облитерируются к фазе полной зрелости плода, или вовсе не развиваются.

В строении эндокарпия, семенной кожуры, фуникулуса и эндосперма видовые и групповые различия внутри подрода *Peucedanoides* мы не обнаружили. Эндокарпий у всех видов однослойный, из сильно сплюснутых клеток. Отчетливо заметный эндокарпий характерен для *F. grigoriewii*. Он тесно примыкает к семенной кожуре, состоящей из более крупных прозенхимных клеток. Отставание эндокарпия от семенной кожуры наблюдается лишь у некоторых видов в районе основания краевого ребра. Под семенной оболочкой находятся лизированные, с неразличимыми элементами, сильно сжатые, смятые и часто пигментированные остатки интегумента. Фуникулус слегка расширенный в тангентальном направлении; проводящий пучок его небольшой, амфикрибральный, окружен тонкостенной, частично разрушающейся паренхимой. Эндосперм с брюшной стороны плоский или слегка вогнутый, со спинной стороны иногда слегка руминированный, что скорее всего не является видовой особенностью, так как этот признак изменяется в процессе развития плода. Клетки эндосперма некрупные, с утолщенными стенками, содержат жиры и алейроновые зерна с кристаллами.

Изучение гистологических элементов плодов видов рода *Ferula* подрода *Peucedanoides* (рис. 2, 3 — см. вклейки) показывает большое разнообразие внутренней структуры, скрывающейся за внешним сходством мерикарпиев. Мы выбрали 16 наиболее четко выраженных и важных признаков структуры и закодировали их, что позволило представить описание плодов исследованных видов в компактной матричной форме (табл. 2).

Карпоанатомические признаки видов подрода *Peucedanoides*

1. Ширина краевых ребер (1 — широкие, 2 — средние, 3 — узкие).
2. Характер спинных ребер (1 — выступающие, 2 — мало выступающие, 3 — не выступающие).

ТАБЛИЦА 2

Распределение карпоанатомических признаков у видов подрода *Peucedanoides* рода *Ferula*

Вид	Признак															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
F. grigoriewii	1	1	3	1	2	2	3	3	2	1	3	4	3	2	2	1
F. prangifolia	2	2	1	2	2	1	2	1	1	1	2	1	2	2	2	1
F. pachyphylla	3	2	1	2	2	1	2	1	1	1	1	2	2	2	2	1
F. tschimganica	2	2	1	2	2	1	2	1	2	2	2	1	2	2	2	1
F. ceratophylla	3	1	2	2	2	1	2	4	1	2	1	2	2	2	2	1
F. nuda	1	2	2	1	2	1	1	4	1	1	1	3	2	1	1	1
F. potaninii	1	3	1	2	2	1	2	4	1	1	1	2	1	2	2	1
F. rigidula	3	2	2	2	2	1	2	3	2	1	2	2	1	2	2	1
F. ovina	2	3	1	2	2	1	2	1	1	2	1	2	2	2	2	1
F. dshizakensis	2	3	2	2	2	1	2	4	1	1	1	2	1	2	2	1
F. stylosa	3	3	1	2	2	1	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1
F. lapidosa	1	2	1	2	2	1	2	1	1	1	1	2	1	2	2	1
F. rubroarenosa	1	3	1	2	2	1	2	1	1	1	1	2	1	2	2	1
F. ferganensis	2	2	1	2	2	1	2	1	2	1	1	1	1	2	2	1
F. dissecta	2	2	2	1	2	1	1	4	1	1	1	2	1	1	2	1
F. pallida	1	2	3	2	2	1	2	1	2	2	1	2	2	2	2	1
F. tenuisecta	2	3	1	2	2	1	2	1	2	1	1	1	2	2	2	1
F. calcarea	2	2	2	1	2	1	1	4	1	1	1	2	1	1	2	1
F. euxina	2	2	2	1	2	1	1	4	1	1	1	2	1	1	2	1
F. sumbul	2	2	2	1	2	1	1	4	1	1	1	2	2	2	2	1
F. urceolata	2	2	2	1	2	1	1	4	1	1	1	2	2	2	2	1
F. kirialovii	3	3	2	1	2	1	1	4	1	1	1	4	1	1	1	1
F. leucographa	2	1	1	2	2	1	2	1	2	1	1	1	2	2	2	1
F. aitchisonii	2	2	2	2	2	1	2	4	1	1	1	2	1	2	2	1
F. ugamica	3	3	2	1	2	1	1	4	1	1	1	4	1	2	2	1
F. karatavica	2	2	1	2	2	1	2	1	2	1	1	1	2	2	2	1
F. varia	1	3	2	1	2	1	1	4	1	1	1	3	1	1	1	2
F. oopoda	2	2	2	1	2	1	1	4	1	1	1	3	1	1	1	2
F. eremophila	2	3	1	2	2	1	2	1	2	1	1	1	2	2	2	1
F. tatarica	2	2	2	1	2	1	2	1	1	1	1	2	2	1	2	1
F. korshinskyi	1	1	2	1	2	1	1	4	1	2	1	3	1	1	1	2
F. clematidifolia	3	2	2	1	2	1	1	4	1	2	1	2	1	1	1	2
F. penninervis	1	1	3	1	1	1	3	2	2	2	2	1	1	1	1	2
F. olgae	1	2	3	1	1	1	3	2	2	2	2	1	1	1	1	2
F. akitschkènsis	2	2	2	1	2	1	1	4	1	1	1	2	1	1	1	1
F. soongarica	2	2	2	1	2	1	1	4	1	1	1	2	1	1	1	1
F. karataviensis	3	3	2	1	2	1	2	1	1	1	1	4	1	2	2	1

3. Экзокарпий, характер утолщения стенок клеток (1 — колленхимный, 2 — заметно утолщенные наружные стенки, 3 — равномерно утолщенные стенки).

4. Форма клеток экзокарпия (1 — сравнительно одинаковые, 2 — двух типов: вытянутые в тангентальном или в радиальном направлениях между ребрами и почти квадратные в сечении в районе ребра).

5. Кристаллы в эпидерме (1 — есть, 2 — нет).

6. Гипэндокарпий (1 — сплошной, 2 — несплошной).

7. Клетки гипэндокарпия (1 — волокнистые, 2 — прозенхимные, слегка лигнифицированные, 3 — прозенхимные нелигнифицированные).

8. Участки между гипэндокарпием и пучком в спинном ребре (1 — с ослизнением элементов, 2 — с колленхиматоидным утолщением, 3 — паренхимные, 4 — пучок непосредственно примыкает к гипэндокарпию).

9. Обкладка пучков спинных ребер (1 — есть, 2 — нет).

10. Участок склеренхимы над ксилемой пучков спинных ребер (1 — есть, 2 — нет).

11. Механический массив краевого ребра (1 — склеренхимный, 2 — прозенхимный, сравнительно тонкостенный, 3 — паренхимный).

12. Причленение гипэндокарпия к латеральному тяжу (1 — по ослизняющимся клеткам, 2 — по клеткам со щелевидной пористостью оболочек, 3 —

по склеренхиме из горизонтально ориентированных элементов, 4 — причленение вплотную).

13. Число секреторных канальцев в ложбинке (1 — один, 2 — по одному с дополнительными, 3 — 3—4).

14. Эпителиальные клетки секреторных канальцев (1 — окрашенные, 2 — слабоокрашенные).

15. Число комиссуральных секреторных канальцев (1 — один с каждой стороны, 2 — более одного (2—3) с каждой стороны).

16. Наличие септ у секреторных канальцев (1 — есть, 2 — нет).

Анализ табл. 2 позволяет выделить в подроде 8 групп, объединяющих виды, относительно сходные по структуре плодов: 1.1) *F. grigoriewii*; 2.1) *F. prangifolia*, *F. pachyphylla*, *F. tschimganica*, *F. ceratophylla*, *F. potaninii*, *F. rigidula*, *F. ovina* (incl. *F. stylosa*), *F. dshizakensis*, *F. rubroarenosa*, *F. ferganensis*, *F. tenuisecta*, *F. leucographa*, *F. lapidosa*, *F. aitchisonii*, *F. karatavica*, *F. pallida*, *F. eremophila*; 2.2) *F. ugamica*; 2.3) *F. karataviensis*; 3.1) *F. tatarica*; 4.1) *F. dissecta*, *F. calcarea*, *F. euxina*; 5.1) *F. sumbul*, *F. urceolata*; 5.2) *F. kirialovii*; 6.1) *F. varia*, *F. oopoda*; 6.2) *F. korshinskyi*, *F. clematidifolia*; 7.1) *F. akitschkensis*, *F. soongarica*; 7.2) *F. nuda*; 8.1) *F. penninervis*, *F. olgae*.

Эти группы выделены не по отдельным карпологическим признакам, а по всей совокупности особенностей плодов, принятых нами во внимание, т. е. на основе политетического принципа. При этом не всегда каждая группа имеет какие-либо специфические признаки, а с другой стороны, некоторые признаки варьируют в пределах группы. Более всего специфических признаков имеют группы 1 и 8. В первом случае это — отсутствие сплошного гипэндокарпия, паренхимные краевые ребра и расположение в ложбинках со спинной стороны по 3—4 секреторных канальца, а во втором — наличие кристаллов в эпидерме, колленхиматоидное утолщение стенок участка между гипэндокарпием и пучком спинного ребра; у двух этих групп в противоположность всем остальным имеются нелигнифицированные прозенхимные клетки в гипэндокарпии. Только в группах 6 и 8 встречаются септированные канальцы. Группы расположены таким образом, что большее сходство наблюдается между соседними группами.

Сравнивая полученную классификацию плодов с разделением видов подрода *Peucedanoides* в системе Коровина, можно отметить, что они коррелируют лишь частично. Виды секции *Xeronarthex* относятся, по нашим данным, к четырем карпологическим группам (1, 2, 4 и 7), а виды секции *Macrorhiza* — даже к шести группам (2, 3, 5, 6, 7 и 8). Разделение Коровиным секции *Xeronarthex* на *Ceratophyllae* и *Ovinae* не находит подтверждения на полученном нами карпологическом материале. Так, большинство видов обеих подсекций[1] принадлежит к первой подгруппе 2 группы, в то время как в *Ceratophyllae* Коровин включил сильно отличающиеся карпологически *F. grigoriewii* и *F. nuda*. В подсекции *Ovinae* три вида — *F. dissecta*, *F. euxina* и *F. calcarea* — значительно отличаются от остальных видов и выделены нами в особую (4) карпологическую группу. Это может иметь существенное значение для определения точного места в системе рода двух последних видов, описанных недавно (Пименов, 1980). В секции *Macrorhiza* естественной с карпологической точки зрения представляется подсекция *Sumbulus* (правильное название — *Ferula* sect. *Euryangium* (Kauffm.) M. Pimen.). Подсекция *Clematideae* распалась на две довольно близкие между собой карпологические группы. Подсекции *Schair* и *Lobulatae* явно имеют сборный характер. 8 изученных нами видов подсекции *Schair* пришлось разнести по четырем карпологическим группам и подгруппам, причем *F. tatarica* весьма своеобразна по структуре плода (особая группа), *F. varia* и *F. oopoda* ближе к *Clematideae*, чем к остальным представителям подсекции *Schair*, а 4 вида находятся в той же группе, где сосредоточено большинство видов секции *Xeronarthex*. В подсекции *Lobulatae* сильно отличается по строению плода от других видов *F. karataviensis*.

Между химическим составом (Борисов и др., 1977) и карпологическими группами подрода *Peucedanoides* наблюдаются некоторые корреляции. Так, большинство видов секции *Xeronarthex* содержит сложные эфиры терпеновых

[1] В системе Коровина подразделения секций не имеют четко обозначенного ранга. В применении к целям данной работы допустима трактовка «grex» как подсекций.

спиртов и органических кислот, а единственный вид этой секции, из которого выделены сесквитерпеновые лактоны, — это *F. grigoriewii*, который, как показано в данной работе, значительно отличается от других видов по строению плода. Кроме того, это единственный в секции *Xeronarthex* монокарпик. Виды подсекции *Euryangium* («*Sumbulus*»), образующие самостоятельную карпологическую группу (5), выделяются в секции *Macrorhiza* на основании наличия у них терпеноидных кумаринов. Вся вторая карпологическая группа, за отдельными исключениями (*F. karatavica*), в качестве наиболее характерных терпеноидов содержит сложные эфиры терпеновых спиртов и органических кислот.

Проведенное исследование показало значительное разнообразие анатомической структуры плодов видов подрода *Peucedanoides* рода *Ferula*, скрывающееся за внешним сходством. Выявленные признаки различия и сходства послужат существенным дополнением к тому набору таксономических признаков, который до сих пор лежал в основе систематики этого крупного рода зонтичных.

ЛИТЕРАТУРА

Борисов В. Н., Пименов М. Г., Баньковский А. И. (1977). Распространение некоторых биологически активных соединений в роде *Ferula* L. по данным ИК, УФ спектроскопии и тонкослойной хроматографии. Растит. ресурсы, 13, 2. — Кирьялов Н. П., Будкевич Е. В. (1948). Анатомические и химические особенности плодов некоторых видов рода *Ferula*. Бот. ж., 33, 1. — Коровин Е. П. (1940). Дифференцирующая роль условий существования в эволюции растений. Род *Ferula* L. В кн.: Растение и среда. Тр. лаб. эвол. экол., 1. — Коровин Е. П. (1947). Иллюстрированная монография рода *Ferula* (Tourn.) L. Ташкент, Изд. АН УзССР. — Коровин Е. П. (1951). Род Ферула — *Ferula* L. В кн.: Флора СССР, 17. М.; Л., Изд. АН СССР. — Первухина Н. В. (1950). О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода зонтичных. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 1. — Пименов М. Г. (1980). О *Ferula orientalis* L. и двух близких к ней новых видах. Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 117. — Пименов М. Г., Мороз М. Д., Ладыгина Е. Я. (1975). Строение плода некоторых видов ферул подрода *Narthex* (Falcon.) Drude в связи с их систематикой. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 6. — Пименов М. Г., Терехин А. Т., Девяткова Г. Н., Баранова Ю. В. (1978). Классификация видов рода *Ferula* L. (*Umbelliferae*) с помощью метода иерархического кластер-анализа. Вопросы кибернетики, 47. — Сафина Л. К. (1975). К изучению вместилищ плодов зонтичных (триба *Pastinaceae* K.-Pol. emend. Manden.). Тр. Инст. бот. АН КазССР, 34. — Сафина Л. К. (1976). Карпоанатомическое исследование *Ferula* L. и возможные пути эволюции перикарпия. Материалы V Моск. совещ. по филогении. — Сафина Л. К. (1978). К познанию рода *Ferula* L. Тр. Инст. бот. АН КазССР, 38. — Сафина Л. К., Аменкулова З. С. (1976). К изучению вместилищ плодов зонтичных (триба *Peucedaneae* DC.). Тр. Инст. бот. АН КазССР, 35. — Соловьева Н. М., Васильева М. Г., Пименов М. Г., Турков В. Д., Жигарева Н. Н. (1982). Кариосистематическое изучение рода *Ferula* L. (*Umbelliferae*). Бот. ж., 67, 9. — Турков В. Д., Шелепина Г. А., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. (1978). Исследование кариотипов некоторых видов рода *Ferula* L. (*Apiaceae*). Бот. ж., 63, 9. — Kapoor L. D., Kaul B. K. (1967). Studies on the vittae (oil canals) of some important medicinal Umbelliferous fruits, 1. Proc. Nat. Inst. Sci. India, B, 33, 1—2.

Институт ботаники АН КазССР, Алма-Ата,
Московский государственный университет.

Получено 28 X 1980.

SUMMARY

Anatomical structure of fruits of 37 species of the genus *Ferula*, belonging to the subgenus *Peucedanoides* according to the system of E. P. Korovin, is investigated. A compiled detailed description of fruit structure of the species of this subgenus serves a supplement to the monographic description of ferulas in Korovin's papers. Though all the species studied have fruits of similar structure, the species of the subgenus *Peucedanoides* have quite a number of diagnostical carpological characters. Most significant from the taxonomical point of view are 16 such characters, each of them being represented by 2—4 variants. On the basis of the combination of carpological features the grouping of the subgenus *Peucedanoides* species has been carried out; as a result, 8 major groups, some of which are divided into subgroups, have been established. This grouping is compared with taxonomical relations of species, that has been determined in the course of analysis of some other groups of characters, including morphological and chemical ones, as well as their totality.

УДК 582.542

Л. П. Мыцык

ДИНАМИКА ГУСТОТЫ ТРАВОСТОЯ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ ПРИ ГАЗОННОМ ИСПОЛЬЗОВАНИИ В ОДНОВИДОВЫХ ПОСЕВАХ

L. P. MYTSYK. THE DYNAMICS OF DENSITY OF PERENNIAL GRASS HERBSTANDS IN ONE-SPECIES CROP LAWNS

Предложена гипотетическая кривая динамики густоты травостоев многолетних злаков круглогодичной вегетации в одновидовом посеве при газонном использовании в качестве теоретической модели данного процесса. Выделяются 3 этапа их развития: становление, зрелость, регресс, состоящие из нескольких периодов, в пределах которых могут быть частные изменения густоты, вызванные комплексом случайных факторов. Этапы, периоды и частные явления рассматриваются как тенденции соответственно первого, второго и третьего порядков изменений густоты. Главная причина изменений — несоответствие численности побегов экобиотическим (энергетическим, гидротермическим, биоценотическим и др.) характеристикам местообитания в каждый конкретный момент. Приводится краткая характеристика выделенных периодов. Дается определение следующих понятий: густота и исходная густота травостоя, загущение, изреживание и их интенсивность, активное и пассивное постоянство густоты.

Постоянное расширение в нашей стране площадей под дерновыми (газонными) покрытиями декоративного, противоэрозионного, спортивного и других назначений (Прилипко, Сигалов, 1977; Лаптев и др., 1979) усиливает необходимость совершенствования их агротехники и увеличения долголетия особенно в засушливых условиях. В связи с этим важное значение приобретают контроль за жизненностью и прогноз развития травостоя конкретного газона. В этом отношении значительные возможности представляет ценопопуляционный анализ, предложенный Т. А. Работновым (1950) и развитый А. А. Урановым (1975) и его последователями. Однако применение этого метода осложняется при изучении вегетативно подвижных видов из-за их полицентричности и большой пространственной протяженности особи, о чем предупреждал Работнов (1950) и позже подтверждали другие авторы (Рысин, Казанцева, 1975; Смирнова и др., 1976). Положение усугубляется при исследовании газонов. Отличительные их особенности состоят прежде всего в частой низкой стрижке и в высокой густоте травостоя. Жизнеспособных семян здесь высевается в 2—7 (Головач, 1955) и даже в 10—20 (Kerguelen, 1973) раз больше, чем при создании искусственных сенокосов и пастбищ. Такая специфика вызывает дополнительные трудности, если работа проводится без нарушения дернины, что является важным требованием к методам определения качества газонов (Johnson, 1974).

Одним из главных признаков жизненности ценопопуляции признается ее численность. Работнов (1950) отмечал, что данный критерий имеет большое значение для понимания роли вида в растительном сообществе, структуры ценозов и механизма их смен. Показателю численности он отводил основную роль, а проективному покрытию и фитомассе надземных органов — лишь дополнительную, хотя и очень существенную. В. Н. Сукачев (1975) при оценке «степени участия каждого вида в сложении ассоциации» на первое место ставил «число стеблей», что, по его мнению, «с фитосоциологической точки зрения имеет большее значение, чем число индивидуумов» (с. 213). У видов явно полицентрической биоморфы, к которым относятся и типичные газонообразователи — овсяница красная *Festuca rubra* L., мятлик луговой *Poa pratensis* L. и др., в ка-

честве счетной единицы используются как парциальный куст, так и побег (Смирнова, 1976; Заугольнова, 1980), принимаемый в таких случаях за основной элемент ценопопуляции (Воронцова, Заугольнова, 1979). Вместе с тем количество побегов на единицу площади поверхности почвы считается одним из объективных показателей декоративных (Кирильчик, 1977) и механических качеств дерновых покрытий. Как доказательство рассматривается положительная коррелятивная связь количества побегов с величиной подземной фитомассы и прочностью дернины (Смелов, 1943; Лаптев и др., 1979), что является частным случаем положения о внутренних морфогенетических связях растений (Голубев, 1965).

Однако не все колебания густоты популяции во времени соответствуют изменениям ее жизненности. Так, изреживание, вызванное отрицательными сезонными метеорологическими факторами, во многих случаях является лишь приспособительной реакцией, способностью менять жизненное состояние для повышения устойчивости при временных изменениях среды. Последующее загущение, связанное с улучшением условий произрастания, служит убедительным тому доказательством. Такое свойство, например, присуще, по свидетельству В. Н. Голубева (1965), «полуэфемероидным растениям» луговой степи, в том числе и мятлику узколистному *Poa angustifolia* L.

Следовательно, учет численности побегов в какой-либо один или даже несколько сроков не дает полного представления о направлении развития популяции, ее жизненности или конкурентоспособности без знания общих закономерностей динамики ее густоты. Поэтому в настоящем исследовании, не обсуждая другие показатели жизненности, предпринята попытка вскрыть особенности изменений численности побегов (густоты) одновременно высеянной популяции многолетних злаков на газонах. При этом мы исходим из того, что поскольку они лишены семенного возобновления в результате постоянного отчуждения надземных органов, продолжительность их жизни равна длительности большого жизненного цикла наиболее долго живущей особи из числа появившихся первоначально после посева. Следовательно, положения, приведенные ниже, не относятся к популяциям, хоть сколько-нибудь приспособленным к семенному размножению на газонах.

Термины, связанные с изменениями густоты травостоя, мы понимаем следующим образом. Г у с т о т а травостоя — это баланс появления и отмирания побегов, ее критерий — число живых побегов на единицу площади поверхности почвы. З а г у щ е н и е представляет собой увеличение числа побегов на единицу площади за счет преобладания их появления над отмиранием или появления при отсутствии отмирания. И з р е ж и в а н и е обозначает уменьшение числа побегов на этой же площади в связи с преобладанием их отмирания над появлением или с отмиранием при отсутствии появления. И н т е н с и в н о с т ь з а г у щ е н и я или и з р е ж и в а н и я мы рассматриваем как отношение густоты в конце какого-либо периода загущения или изреживания к густоте в его начале. Под п о с т о я н с т в о м г у с т о т ы понимаем сохранение одинакового числа побегов на одной и той же площади в какой-либо промежуток времени. А к т и в н о е постоянство обусловлено равенством числа появляющихся и отмирающих побегов. П а с с и в н о е постоянство случается в результате отсутствия как отмирания, так и появления новых побегов.

Объектом исследования послужили овсяница красная корневищно-рыхлокустовой формы, мятлик узколистный, райграсы многолетний *Lolium perenne* L. и многоцветковый *L. multiflorum* Lam. Эти виды в наших опытах сохраняли живые листья круглогодично, поэтому основные положения настоящей работы не распространяются на травы, у которых в местных условиях полностью отмирает надземная часть в холодный период — *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Zoysia japonica* Steud. и т. д.

Работа выполнена в Степном отделении Никитского ботанического сада, расположенном в 18 км севернее Симферополя. Почва на экспериментальном участке — южный чернозем, среднегодовое количество осадков — 474 мм, среднемесячная температура воздуха колеблется от 4.4 (январь) до 23.5 °C (июль). В засушливые периоды производился умеренный полив дождеванием.

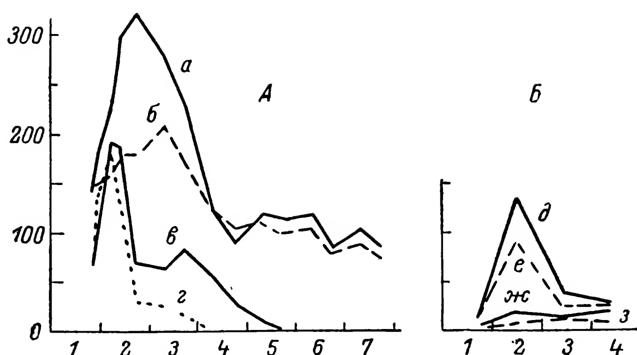


Рис. 1. Динамика густоты травостоя овсяницы красной (*А*, *а*), мятлика узколистного (*А*, *б*), райграсов многолетнего (*А*, *в*) и многоцветкового (*А*, *г*) по нашим данным, а также тимофеевки луговой при исходной площади питания 3×3 см (*Б*, *д*), 10×10 см (*Б*, *ж*) и костра безостого (соответственно *Б*, *е* и *Б*, *з*) по материалам С. П. Смелова (1958).

По оси абсцисс — годы жизни травостоя, *по оси ординат* — количество побегов на 1 дм² почвы.

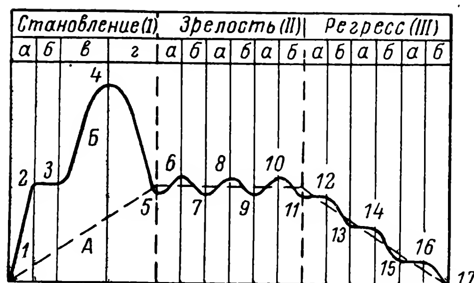
Травостой разных видов стригли 4—12 раз в год на уровне 4—5 см при достижении им высоты 12—15 см. Побеги подсчитывали на площадках 5×20 см (повторность — 10-кратная), ограниченных проволочными рамками, закрепленными на постоянном месте еще до появления всходов. Исходная площадь питания особи мятлика узколистного и овсяницы красной — 0.75, райграсов многолетнего и многоцветкового — 1.5 см².

По нашим наблюдениям, динамика густоты травостоя одновременно высеянной популяции на газонах из одного вида многолетнего злака, поддерживаемых в соответствии с региональными рекомендациями, в основном подчиняется единому правилу независимо от жизненной формы газонообразователя. В качестве примера приводим кривые изменения густоты травостоя, полученные в одном из опытов (рис. 1, *А*).

В подобных случаях характерна сильная «вспышка» загущения в начале существования газона, дающая абсолютный максимум густоты конкретной популяции за все время ее существования при одинаковой агротехнике данного участка. В наших опытах увеличение густоты длилось примерно 0.5—1.5 года в зависимости от видовой принадлежности злака и других причин. Оно сменялось снижением численности побегов, продолжающимся 0.5—2 года. Важно отметить, что загущение и изреживание под влиянием метеорологических факторов могут лишь замедлиться, остановиться и даже временно пойти в обратном направлении, но не измениться в принципе. Данные процессы отражают становление популяции и, следовательно, первичны. В дальнейшем полностью они не повторяются. Относительная стабилизация густоты наступает лишь через 1—3 года после посева. Затем следуют вторичные чередующиеся загущения и изреживания, о чем подробнее сказано ниже.

Отмеченные закономерности, по-видимому, проявляются преимущественно на газонах и обусловлены своеобразием их структуры, а также агротехники (прежде всего высокая исходная густота и частая стрижка). В литературе по луговедению имеются только указания, что наибольшее количество побегов у ряда многолетних корневищных и рыхлокустовых злаков, в том числе и райграса многолетнего, в одновидовых посевах бывает на второй год жизни (Киршин, 1958; Танфильев и др., 1970; Кобыльченко, Якушев, 1980), по другим сообщениям — на первый или четвертый годы в зависимости от используемого вида (Неборак, 1980). Максимум интенсивности побегообразования отмечался на третий (Якушев, Татаринова, 1977) или третий-четвертый (Кобыльченко, Якушев, 1980) годы. Т. И. Серебрякова выделяет категорию «поликарпиков с сокращенным виргинильным периодом» (1971: 106), у которых «вся структурная основа куста создается за счет мощного кущения в первый сезон, а начиная со 2-го (или 3-го) уже наблюдается ослабление побегообразования» (с. 111). Близкую форму к нашим графикам имеют кривые, построенные нами по материалам Смелова (1958). Здесь также обнаруживается эффект «вспышки» пер-

Рис. 2. Гипотетическая кривая динамики густоты травостоев популяций многолетних злаков круглогодичной вегетации при газонном использовании в одновидовых посевах.



вичного загущения, но только в посевах с исходной площадью питания особи 3×3 см (рис. 1, *Б*, *д*, *е*), тогда как при 10×10 см он отсутствовал полностью (рис. 1, *Б*, *ж*, *з*).

Анализ приведенных и других материалов позволил нам предложить обобщенную гипотетическую кривую динамики густоты популяций многолетних злаков круглогодичной вегетации при газонном использовании в одновидовых посевах, которую можно рассматривать как теоретическую модель данного процесса. Она отражает три этапа их развития, в каждом из которых мы выделяем несколько периодов (рис. 2).

I. Становление включает появление всходов (*а*), первичное постоянство густоты (*б*), первичное загущение (*в*), первичное изреживание (*г*).

II. Зрелость — вторичное загущение (*а*), вторичное изреживание (*б*).

III. Регресс — регрессивное постоянство (*а*), регрессивное изреживание (*б*).

Периоды ограничиваются следующими переломными моментами: начало существования надземной части травостоя — момент появления единичных всходов (точка *1*), начало первичного постоянства густоты (*2*), начало первичного загущения (*3*), первичный максимум густоты (*4*), первичный минимум — начало этапа зрелости (*5*), вторичные максимумы густоты (*6*, *8*, *10*), вторичные минимумы густоты (*7*, *9*), начало этапа регресса, переход от вторичного изреживания к регрессивному постоянству густоты (*11*), переход от регрессивного постоянства к регрессивному изреживанию (*12*, *14*, *16*), переход от регрессивного изреживания к регрессивному постоянству густоты (*13*, *15*), конец существования надземной части травостоя популяции (*17*).

Отступление от агротехнических рекомендаций, массовое нашествие вредителей, метеорологические аномалии, повреждения дернины человеком и другие причины могут нарушить предложенную закономерность, однако обсуждение этого вопроса в задачу настоящего исследования не входит.

Перечисленные «этапы» жизни популяции газонообразователя (становление, зрелость, регресс) мы рассматриваем как тенденции первого порядка изменений густоты (рис. 2, *А*), «периоды» — тенденции второго порядка (рис. 2, *Б*). В отличие от этих общих закономерных тенденций в пределах «периодов» могут быть непродолжительные «частные явления» изреживания, загущения и постоянства густоты, обусловленные сочетанием случайных временно действующих естественных и искусственных факторов. Вполне логично называть их тенденциями третьего порядка (рис. 3). Тенденции низшего порядка отличаются от тенденций высшего тем, что они не предотвращают и не изменяют процесса в принципе, а лишь замедляют или ускоряют его.

Все 3 уровня колебаний густоты имеют различные продолжительность и интенсивность в зависимости прежде всего от видовой принадлежности злака и условий произрастания. Поэтому в экспериментальной работе материалы по густоте и другим показателям одновозрастных, но разновидовых газонов могут быть несравнимы по крайней мере первые 3 года. В данном случае, например, через 1.5 года после посева у мятлика отмечен первичный максимум густоты, у овсяницы — период первичного изреживания, у райграса многолетнего — этап зрелости, а у райграса многоцветкового — этап регресса. В связи с этим представляется необходимым производить определение качества травостоя при сравнительном испытании с учетом предлагаемых фаз развития популяции.

Указанные различия обусловлены далеко не одинаковыми темпами роста и развития растений перечисленных видов. Это же является причиной видовых различий в смысле совпадения во времени периодов онтогенеза растений и

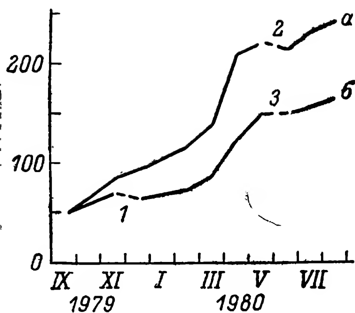


Рис. 3. Примеры изменений третьего порядка (*штриховые линии*) в периоде первичного загущения при осеннем посеве — «частные явления» изреживания (*1*, *2*) и постоянства густоты (*3*) при ежемесячном учете.

а — овсяница красная, *б* — мятлик узколистный. Здесь и на рис. 4 *по оси абсцисс* — даты измерения, *по оси ординат* — количество побегов на 1 дм² почвы.

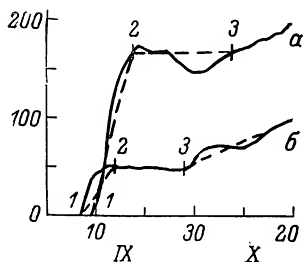


Рис. 4. Примеры изменений густоты травостоя в начальные периоды развития популяций при ежедневном учете (посев — 2 IX 1980).

1 — начало появления всходов, *2* — начало появления второго листа — границы первого и второго периодов, *3* — начало кущения — границы второго и третьего периодов. *а* — мятлик узколистный, *б* — райграс многолетний. *Сплошные линии* — изменения третьего, *штриховые* — второго порядков.

выделенных этапов развития популяций. Так, начало генеративной фазы у основной части особей райграсов чаще совпадает с началом первичного изреживания, у овсяницы и мятлика — с периодом первичного загущения. Вместе с тем можно отметить и общие закономерности. Популяции каждого вида в начале этапа становления представлены лишь покоящимися семенами (латентный период онтогенеза) и всходами, в конце его доминируют виргинильные и генеративные особи (стрижка, не допуская цветения и обсеменения злаков, тем не менее не останавливает образования значительного числа побегов генеративного типа в обычные сроки), но могут преобладать и особи более ранних возрастных стадий. Это объясняется различной интенсивностью развития календарно одновозрастных особей одного вида, обусловленной генетической неоднородностью посевного материала и другими причинами. Из семян, прорастающих позже других, формируются растения, которые угнетаются основной частью особей, успевших хорошо укорениться, и поэтому они надолго задерживаются в своем развитии. О том, какова будет структура спектра возрастных состояний популяций на этапах зрелости и регресса, можно только предполагать, поскольку специальные исследования газонных травостоев в этом направлении нигде не проводили. В настоящее время можно дать лишь следующую краткую характеристику выделенным фазам развития популяций газонообразователей в одновидовых посевах.

Первый период («появление всходов», рис. 2, *1а*) начинается с момента выхода на поверхность почвы первых колеоптилей одновременно высеянной конкретной популяции. Часть их продолжает появляться вплоть до фазы кущения и даже позже. Однако подъем кривой густоты травостоя в наших опытах в большинстве случаев останавливался на следующий день после начала развертывания второго листа (±1—2 дня). Следовательно, наступление этой фазы можно считать индикатором границы между первым и вторым периодами. В степном Крыму при осеннем посеве и регулярном поливе первый период у разных видов длится чаще 5—10 дней в зависимости от времени посева, глубины заделки семян, условий роста и других причин. В эти дни происходит, по К. А. Куркину (1976), «семенной взрыв» (с. 148) «истинно-скачкообразных изменений» (с. 147) численности надземной части популяции (рис. 4). Столь интенсивное загущение уже невозможно ни в одном из последующих периодов.

Второй период первого этапа («первичное постоянство густоты») в большинстве случаев продолжается 2—3 недели: от появления второго листа до начала кущения. В это время каждая особь представлена лишь одним первичным побегом. Гибель некоторых из них компенсируется появлением всходов. Соотношение этих противоположных процессов обусловливает «частные явления» изменений густоты (тенденции третьего порядка). Наиболее сильно они

выражались у мятлика узколистного (рис. 4), что, по-видимому, объясняется характерными для него растянутостью прорастания семян и медленным развитием. Комплекс мероприятий, начиная еще с подготовки почвы к посеву, должен быть направлен на максимальное сохранение растений в настоящий и предыдущий периоды, так как их жизнеспособность в эти дни определяет судьбу газона на многие годы. Анализ изменений густоты травостоя в этот период может носить как диагностический, так и прогностический характер.

Понятие «исходная густота» травостоя может теперь получить следующее определение: это количество всходов высеянного вида в начале периода первичного постоянства густоты в расчете на единицу площади поверхности почвы. Обратная величина — исходная площадь питания особи.

Третий период первого этапа («первичное загущение») характеризуется более или менее интенсивным и продолжительным загущением травостоя, несмотря на его исключительно высокую исходную густоту. Коррелятивно увеличивается его проективное покрытие, обостряется конкуренция газонообразователя с сорными растениями (Мыцык, Голубев, 1977). Площадь питания особей в это время, однако, увеличивается ввиду сначала незначительной, а затем все усиливающейся гибели растений, но в расчете на один побег постоянно уменьшается. Темпы образования и отмирания побегов у многолетних злаков варьируют в значительных пределах в зависимости от ряда причин как в луговых (Киршин, 1958; Смелов, 1958; Танфильев и др., 1970), так и в газонных травостоях (Сигалов, Рогачева, 1971). Однако в третьем периоде хотя и случаются «частные явления» постоянства густоты и даже незначительного кратковременного изреживания, в основном связанные с отрицательными погодными условиями, травостой все же устойчиво сохраняет общую тенденцию к загущению (рис. 3). Уже отмечалось, что «энергия» вегетативного, как и семенного, размножения иногда настолько велика, что «может временно перекрывать противодействие неблагоприятных экологических ситуаций» (Куркин, 1976: 161). Такое явление, наблюдаемое в данном периоде, можно объяснить, учитывая не только площадь питания, но и его объем. Начиная от прорастания семени у всех особей постоянно сохраняется возможность освоения новых, еще не занятых другими индивидуумами объемов почвы вглубь. Это позволяет им временно «уходить» от конкуренции и «амортизировать» ее проявления до тех пор, пока продолжается углубление корней. По-видимому, этим наряду с другими причинами и объясняется сохранение побегообразовательной способности травостоя в третьем периоде в самых загущенных посевах, например, по нашим наблюдениям, даже при исходной площади питания овсяницы красной $^1/_6$ см^2. Определенную роль здесь, вероятно, играет и косьба, замедляющая рост корней. Частая стрижка газонов, следовательно, может способствовать отдалению момента прекращения углубления корневых систем и, значит, увеличению длительности периода первичного загущения, а также его более наглядному проявлению.

Четвертый период первого этапа («первичное изреживание») наступает, когда число отмирающих побегов начинает превосходить число появляющихся. Обычно он ускоряется неблагоприятными погодными условиями. Отмирают не только побеги, но и целые особи. Идет интенсивный отбор индивидуумов на конкурентоспособность и устойчивость. Общую тенденцию изреживания не останавливают временные благоприятные условия роста. Изреживание продолжается до момента, когда густота травостоя по закону саморегуляции придет в относительное соответствие с экологическими ресурсами местообитания.

Второй этап развития популяции («зрелость») начинается со времени нового загущения и продолжается до появления первых признаков устойчивой тенденции к изреживанию. Состоит он из двух регулярно чередующихся периодов — «вторичного загущения» и «вторичного изреживания», что в основном является следствием соответственно улучшения или ухудшения условий произрастания в результате влияния комплекса естественных факторов сезонного характера (Youngner et al., 1978), а также искусственных воздействий. Данный этап при волнообразных изменениях густоты травостоя может продолжаться от нескольких месяцев до десятков лет в зависимости от видовой принадлежности злака, его экологического соответствия местообитанию и от

других причин. Популяции на настоящем этапе находятся в «дефинитивном» (Уранов, Смирнова, 1969) состоянии при вегетативном возобновлении. В наших опытах этот этап наименее выражен и короток у райграса многоцветкового, несколько более продолжителен у райграса многолетнего. Мятлик узколистный и овсяница красная явных признаков регресса не проявили.

Одной из главных задач газоноведения является подбор видов и разновидностей, имеющих в условиях конкретного экотопа максимальную продолжительность второго этапа развития, а также разработка агротехнических приемов, способствующих его продлению.

Третий этап («регресс») — более или менее устойчивое изреживание травостоя популяции до полного выпадения из фитоценоза его надземной части. Существуют эндогенные и экзогенные причины отмирания, как и в луговой растительности (Куркин, 1976). По мнению Н. И. Дубровицкой (1957), «постоянной стрижкой газона. . . получают значительное удлинение жизни злаков» (с. 111). Ранее такое соображение высказывал и А. Г. Головач (1955). Тем не менее в ходе более или менее длительного вегетативного размножения происходят снижение жизненного потенциала и естественное старение организмов (Кренке, 1940), обусловленное эндогенными факторами, что приводит к отмиранию отдельных индивидуумов, а затем и всей популяции. Решающее значение при эндогенном отмирании принадлежит наследственно закрепленной длительности жизни особей в большом жизненном цикле, специфичной для каждого вида и подверженной значительным колебаниям в зависимости от условий существования (Работнов, 1950; Дубровицкая, 1957).

Экзогенные причины связаны с конкурентным воздействием других видов, влиянием вредителей, болезней, засухи, ледяной корки и многих других «факторов гибели» и «гибельных ситуаций» (Куркин, 1976). При этом, как нам представляется, процессы естественного старения могут проявляться только в качестве вторичных, в одних случаях с самого начала этапа, в других — позднее; при особенно быстром отмирании они могут не наступать вообще. Поэтому и название этапа мы не связываем с понятием старения. Термин «регресс» ценотической популяции в данном случае обозначает необратимое уменьшение густоты ее травостоя, вызванное различными факторами или их сочетанием, в том числе и не обусловленными старением.

Темпы регресса и его продолжительность варьируют в значительных пределах. Так, один вид может вытесняться другим многие годы и десятилетия, тогда как вредители или метеорологические аномалии иногда приводят популяцию к гибели в весьма короткое время. Отмечалось, например, что на лугах отмирание некоторых видов в отдельные годы приобретает массовый (Работнов, 1950), катастрофический (Куркин, 1976) характер. О газонах в связи с этим интересно сообщение Р. Б. Доусона (1957): «В США. . . почти в одну ночь дерновый покров может быть полностью уничтожен коричневой пятнистой болезнью» (с. 202).

Изреживание может приостанавливаться положительными климатическими факторами сезонного характера, искусственно созданными благоприятными условиями и другими причинами. Поэтому настоящий этап разделяется на чередующиеся периоды «регрессивного изреживания» и «регрессивного постоянства густоты». Они прерываются частными явлениями загущения третьего порядка, которые, как уже отмечалось, не изменяют главной тенденции. Популяции, находящиеся на этапе регресса, пребывают в «сукцессивном» (Уранов, Смирнова, 1969) состоянии.

Отмирание всей надземной части растений далеко не всегда означает их полную гибель. В почве иногда сохраняются жизнеспособные зачатки растений. При стечении обстоятельств, благоприятствующих их прорастанию, может наступить новый цикл развития данной популяции. Однако этому должны быть посвящены дальнейшие исследования.

В заключение отметим, что, не ставя целью статьи обсуждение вопроса о побегообразовании многолетних злаков, мы лишь описываем основные закономерности изменения густоты травостоя сеяных на газоне трав от появления всходов до полного отмирания надземной части при одновидовом посеве. Главную причину этих изменений мы объясняем несоответствием численности

побегов популяции экобиотическим (энергетическим, гидротермическим, биоценотическим и др.) свойствам местообитания в каждый конкретный момент. В связи с этим загущение мы рассматриваем как сокращение разрыва между фактической и максимально возможной густотой травостоя в данных условиях под влиянием эндогенных причин. Изреживание — уменьшение разрыва под воздействием экзогенных факторов, лимитирующих побегообразование и ускоряющих отмирание побегов. Эти противоположные процессы, отражая свойство саморегуляции популяций как надорганизменных систем, диалектически едины и постоянны, как постоянны изменения среды. Взаимодействие внешних и внутренних причин развития популяции обусловливает однонаправленность, необратимость качественных изменений на первом и третьем этапах и относительную обратимость — на втором. Отмеченные в настоящей работе закономерности присущи, по-видимому, не только типичным «газонообразователям», но и другим многолетним злакам, используемым для устройства газонов.

Результаты данного исследования могут иметь практическое значение. Так, представляется, что травостой в конце четвертого периода первого этапа развития (первичное изреживание) является благодатным исходным материалом для селекции растений на конкурентоспособность и устойчивость. Вскрытые закономерности, по-видимому, следует учитывать при совершенствовании методов подбора ассортимента газонных трав. Например, для получения сравнимых результатов оценку отдельных видов и сортов в первичном изучении и государственном сортоиспытании целесообразнее проводить с учетом выделенных фаз развития популяций. Исследования в данном направлении помогут при прогнозировании развития газонных покрытий и, следовательно, разработке приемов их улучшения и увеличения долголетия. Популяция на каждом этапе и в любой из периодов требует неодинакового ухода. Привязка к ним агротехнических рекомендаций позволит конкретизировать планирование работ и повысить их эффективность.

Автор выражает глубокую признательность В. Н. Голубеву и Л. И. Прилипко за просмотр рукописи и ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б. (1979). О подходах к изучению ценопопуляции растений. Бот. ж., 64, 9. — Головач А. Г. (1955). Газоны, их устройство и содержание. М.; Л., Изд. АН СССР. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., Наука. — Доусон Р. Б. (1957). Создание и содержание газона. М., Изд. Мин. ком. хоз. РСФСР. — Дубровицкая Н. И. (1957). Продолжительность жизни растений и их органов. Усп. соврем. биол., 43, 1. — Заугольнова Л. Б. (1980). Влияние засухи на ценопопуляции некоторых степных растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 85, 2. — Кирильчик Л. А. (1977). Комплексная оценка декоративности газонов в БССР. В кн.: Интродукция растений и оптимизация окружающей среды средствами озеленения. Минск, Наука и техника. — Киршин И. К. (1958). Цикл сезонного развития многолетних злаковых трав на Среднем Урале. Свердловск. — Кобыльченко Е. С., Якушев Д. В. (1980). Побегообразование и продуктивное долголетие овсяницы луговой в зависимости от состава ценоза и частоты скашивания. Сельскохоз. биол., 15, 1. — Кренке Н. П. (1940). Теория циклического старения и омоложения растений. М., Сельхозгиз. — Куркин К. А. (1976). Системные исследования динамики лугов. М., Наука. — Лаптев А. А., Котик Е. А., Коваленко Н. К. (1979). Интродукция и семеноводство газонных трав на Украине. Киев. — Мыцык Л. П., Голубев В. Н. (1977). Динамика проективного покрытия овсяницы красной и сорных растений в газонном травостое. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1. — Неборак О. І. (1980). Травосумішки для природних угідь степової зони УРСР. Вісн. сільскогоспод. науки, 1. — Прилипко Л. И., Сигалов Б. Я. (1977). Введение. В кн.: Газоны. Научные основы интродукции и использования газонных и почвопокровных растений. М., Наука. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 3, 6. — Рысин Л. П., Казанцева Т. Н. (1975). Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях. Бот. ж., 60, 2. — Серебрякова Т. И. (1971). Типы большого жизненного цикла и структура надземных побегов у цветковых растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 76, 1. — Сигалов Б. Я., Рогачева Т. К. (1971). Побегообразование у райграса пастбищного и овсяницы красной в газоне. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 82. — Смелов С. П. (1943). Установление объективных показателей качества дернины на летных полях. Сборник материалов по агротехнике и маскировке летных полей, 5. М. — Смелов С. П. (1958). О причинах различий в кущении луговых злаков в первый и последующие годы жизни. Бот. ж., 43, 6. —

Смирнова О. В. (1976). Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф. В кн.: Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., Наука. — Смирнова О. В., Егорова В. И., Торопова Н. А. (1976). Возрастные спектры ценопопуляций длиннокорневищных растений. В кн.: Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., Наука. — Сукачев В. Н. (1975). Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). В кн.: Избранные труды, т. 3. Л., Наука. — Танфильев В. Г., Драничникова Т. Д., Пешкова Л. И. (1970). Кущение разновозрастных растений многолетних злаков. Тр. Ставроп. НИИ сельск. хоз., 10, 1. — Уранов А. А. (1975). Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 2. — Уранов А. А., Смирнова О. В. (1969). Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 74, 1. — Якушев Д. В., Татаринова Н. К. (1977). Сезонная и возрастная динамика побегообразования луговых злаков при разных режимах питания и использования. В кн.: Сб. материалов XII Междунар. конгресса по луговодству. М. — Johnson G. V. (1974). Simple procedure of quantitative analysis of turfgrass color. Agr. J., 66, 3. — Kerguelen M. (1973). Espeses et cultivars pour les gazons et les espeses verts. Rev. Hortic., 144, 2315. — Youngner V. B., Nudge F. J., Spaulding S. (1978). Seasonal change in nonstructural carbohydrate levels and innovation number of Kentucky bluegrass turf growing in three plant-climate areas. Agr. J., 70, 3.

Никитский ботанический сад,
Степное отделение.

Получено 6 IV 1981.

SUMMARY

A hypothetic curve of the dynamics of density in the perennial grasses herbstands of the year's vegetation in one-species seedings on lawns is proposed. Three major stages of their development are distinguished: establishment, maturity, regression, which consist of several periods, that may possibly include some «particular effects» of changes in density caused by a complex of accidental factors. The stages, periods and «particular effects» are considered as trends of the first, second and third orders (respectively) of density variations. The determinations of the following concepts are given: density and initial density of the herbstands; thickening, thinning and their intensity; active and passive constancy of density; initial nutritive area.

УДК 581.9 (571.651.8)

В. В. Петровский, П. Г. Жукова

ПОЛИПЛОИДЫ И ДИПЛОИДЫ ВО ФЛОРЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ [1]

V. V. PETROVSKY, P. G. ZHUKOVA. POLYPLOIDS AND DIPLOIDS IN THE VASCULAR FLORA OF THE WRANGEL ISLAND

Приводятся числа хромосом для 340 видов флоры о. Врангеля. Анализируются соотношения диплоидов и полиплоидов в разных географических группах флоры в сравнении с аналогичными показателями во флорах северо-запада Чукотки и северо-запада Аляски. Обсуждаются возможные причины, определяющие эти соотношения.

Для 340 из 343 видов, составляющих флору сосудистых растений о. Врангеля, имеются данные о числе хромосом. Кариологическое изучение растений на острове, проведенное авторами, охватило 99% флоры. Таким образом представилась возможность проанализировать кариологические данные для флоры естественно ограниченной территории и сравнить их с данными для других районов (табл. 1).

Показатели кариологической изученности флоры о. Врангеля представлены в табл. 2.

В ботанической литературе неоднократно обсуждались факторы, определяющие частоту, уровень и характер полиплоидии в разных районах мира (Hagerup, 1931; A. Löve, D. Löve, 1949). В числе прочих отмечается и фактор географического положения территории, на которой исследована флора. Нам представилось интересным исследовать соотношение диплоидов и полиплоидов в различных географических группах видов флоры о. Врангеля. Для сравнения были привлечены данные по северо-западной Аляске (бассейн р. Оготорук в окрестностях мыса Томпсон — Johnson, Packer, 1967, 1968) и наши собственные данные для северо-запада Чукотки, частично опубликованные в работах прошлых лет (Жукова, 1969; Жукова, Петровский, 1975, 1976, 1977, 1980).

Флора бассейна р. Оготорук по видовому составу довольно сходна с флорой о. Врангеля (ср. Johnson, Packer, 1967, 1968). Район мыса Томпсон и о. Врангеля сложены сходными геологическими структурами, и имеются многочисленные свидетельства того, что в прошлом существовала сухопутная связь между территорией острова и северо-западной оконечностью Аляски. Точно так же район северо-западной Чукотки, примыкающий к побережью Восточно-Сибирского моря, в период существования осушенного шельфа имел сухопутную связь с территорией современного о. Врангеля. Таким образом, представляется возможность сравнить флоры районов, некогда бывших частями единой суши и населявшихся элементами единой североберингийской биоты. Мы решили проанализировать распределение диплоидов не только по широтным, но и по долготным группам с тем, чтобы выяснить, существует ли какая-либо связь между географическими факторами и соотношением диплоидов и полиплоидов во флорах данного региона (табл. 3).

[1] Расширенный вариант доклада «Цитотаксономические соотношения во флоре острова Врангеля», сделанного авторами в июле 1979 г. на VIII симпозиуме «Биологические проблемы Севера» в г. Апатиты. Тезисы этого доклада (Петровский, Жукова, 1979) по не зависящим от авторов обстоятельствам вышли в свет с грубыми искажениями оригинала.

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом у видов растений о. Врангеля

Вид	2n	Широтные группы	Долготные группы
Agrostis vinealis Schreb. ssp. *kudoi* (Honda) Tzvel.	28	ГА-М *	ВС-ЗА
Alopecurus alpinus Smith ssp. *borealis* (Trin.) Jurtz.	120	А-А	Ц
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	28	ГА-М	С-ЗА
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	56	А-А	Ц
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	42, 63	ГА	Ц
Bromus arcticus Shear	56	А-А	Ч-ЗА
B. pumpellianus Scribn.	56	А-Б	С-А
Calamagrostis groenlandica (Schrank) Kunth	42	А	Ц
C. holmii Lange	28	А-А	С-ЗА
C. kolymensis Kom.	28	А	Ч-ЗА
C. purpurascens R. Br.	42	ГА	ВС-А
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	42, 52	А	С-А
D. brevifolia R. Br.	52	А	Ц
D. glauca C. Hartm.	52	А-А	Ц
D. caespitosa (L.) Beauv. ssp. *orientalis* Hult.	52	А-Б	Е-ЗА
D. komarovii V. Vassil.	52	ГА	Ч-ЗА
Dupontia fisheri R. Br.	84, 88	А	Ц
D. psilosantha Rupr.	42	А	Ц
Festuca auriculata Drob.	14	А-А	С
F. baffinensis Polun.	28	А-А	Ч-А-Е
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil.	42	А-А	Ц
F. brevissima Jurtz.	14	А	Ч-ЗА
F. cryophila V. Krecz. et Bobr.	42, 56, 63	ГА-М	Ц
F. hyperborea Holmen ex Fridericksen	28, 42	А	Ц
F. lenensis Drob.	14	А-Б	ВС
F. prolifera (Piper) Fern.	28	ГА	Ч-А
F. rubra L. s. str.	42	А-Б	Ц
F. vivipara L.	56	А	Ц
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	56	А-А	Ц
H. pauciflora R. Br.	28	А	С-А
Hordeum jubatum L.	28	Б	ВС-А
Koeleria asiatica Domin	28	А-А	С-ЗА
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	28	ГА	ВС
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	28	А-А	Ц
Pleuropogon sabinii R. Br.	42	А-А	Ц
Poa abbreviata R. Br.	42	А	Ц
P. abbreviata ssp. *jordalii* (A. Pors.) Hult.	42	А-А	Ч-ЗА
P. arctica R. Br.	56, 70, 70—74	А-А	Ц
P. glauca Vahl s. l.	42, 48, 56, 63	ГА-М	Ц
P. hartzii Gand.	63, 70	А	А
P. lanata Scribn. et Merr.	42	ГА	Ч-ЗА
P. leptocoma Trin. ssp. *paucispicula* (Scribn. et Merr.) Tzvel.	42	А-А	ВС-ЗА
P. malacantha Kom.	70, >70	А-А	Ч-ЗА
P. pratensis L. ssp. *alpigena* (Blytt) Hiit.	56, 62	ГА-М	Ц
P. pratensis ssp. *colpodea* (Th. Fries) Tzvel.	42	А-А	Ц
P. pseudoabbreviata Roshev.	14	А-А	ВС-ЗА
P. tolmatchewii Roshev.	70	А	Ц
P. vrangelica Tzvel.	49, 56	А	Э
Puccinellia angustata (R. Br.) Rand et Redf.	42	А	Ц
P. phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr.	28	А	Ц
P. tenella (Lange) Holmb. ssp. *tenella*	14	А	С
P. wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel. ssp. *colpodioides* (Tzvel.) Tzvel.	14	А	Э
Roegneria borealis (Turcz.) Nevski	28	ГА-М	Ц
R. villosa V. Vassil.	28	А-А	ВС
Trisetum spicatum (L.) K. Richt. s. str.	28	А-А	Ц
T. spicatum ssp. *wrangelense* Petrovsky	28	А	Э
Carex atrofusca Schkuhr	38	А-А	Ц
C. duriuscula C. A. Mey.	60	А-Б	С-ЗА
C. glareosa Wahlenb.	62	ГА	Ц
C. lugens H. T. Holm	80	ГА	ВС-ЗА
C. marina Dew. (*C. amblyorhyncha* V. Krecz.)	58, 62	А-А	Ц
C. maritima Gunn. ssp. *setina* (Christ) Egor.	60	А-А	Ц
C. membranacea Hook.	74	А	Ч-А
C. misandra R. Br.	40	А-А	Ц

* Расшифровка обозначений дана в табл. 3.

Вид	2n	Широтные группы	Долготные группы
C. nardina Fries ssp. *hepburnii* (Boott) A. Löve, D. Löve et Kapoor	70	А-А	Ч-А-Е
C. nesophila H. T. Holm	62	А-А	Ч-ЗА
C. obtusata Liljebl.	52	А-Б	Е-ЗА
C. podocarpa R. Br.	64, 70	ГА-М	ВС-ЗА
C. rupestris All.	50	А-А	Ц
C. saxatilis L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela	80	ГА-М	С-А
C. scirpoidea Michx.	62	ГА	Ч-А-Е
C. stans Drej.	76	А-А	Ц
C. subspathacea Wormsk. ex Hornem.	78	А	Ц
C. tripartita All.	64	А-А	Ц
C. ursina Dew.	64	А	Ц
C. vaginata Tausch ssp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch.	32	ГА-М	С-А
Eriophorum callitrix Cham. ex C. A. Mey.	60	А-А	С-А
E. medium Anderss.	58	ГА	Ц
E. polystachyon L.	58	А-Б	Ц
E. russeolum Fries	58	ГА	Ц
E. scheuchzeri Hoppe	58	А-А	Ц
E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Löve	60	А	Ц
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.	58	А-А	Ц
K. sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Boeck.	58	А-А	С-ЗА
K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz.	76	А-А	Ц
Juncus biglumis L.	120	А-А	Ц
J. castaneus Smith	60	ГА-М	Ц
Luzula arctica Blytt (*L. nivalis* (Laest.) Spreng.)	24	А-А	Ц
L. confusa Lindeb.	36	А-А	Ц
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	24	А-А	С-ЗА
Allium schoenoprasum L.	16	А-Б	Ц
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	24	А-А	С-ЗА
Salix arctica Pall. s. str.	114	А-А	Ц
S. glauca L. ssp. *glauca*	114	ГА-М	Ц
S. glauca ssp. *callicarpae* (Trautv.) Böcher	114	А	Ч-А-Е
S. lanata L. ssp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	38	ГА	ВС-А
S. ovalifolia Trautv. ssp. *glacialis* (Rydb.) Jurtz. et Petrovsky	38	А	Ч-ЗА
S. phlebophylla Anderss.	38	А-А	Ч-ЗА
S. polaris Wahlenb.	114	А-А	Е-ЗА
S. pulchra Cham.	76	ГА	С-ЗА
S. reptans Rupr.	38	А-А	Е
S. reticulata L.	38	А-А	Ц
S. rotundifolia Trautv.	114	А	Ч-ЗА
S. stolonifera Rydb. ssp. *carbonicola* Petrovsky	114	А	Ч
Koenigia islandica L.	28	А-А	Ц
Oxyria digyna (L.) Hill	14	А-А	Ц
Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	46, 48, 50	А-А	Ц
P. viviparum L.	≈80, ≈100	А-Б	Ц
Rumex acetosa L. ssp. *pseudoxyria* Tolm.	14, 15	А	ВС
R. arcticus Trautv.	120	ГА	Е-ЗА
R. graminifolius Lamb.	21	ГА-М	Ц
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	32	А-А	ВС-ЗА
C. arctica Adams	10	А-А	ВС
Claytoniella vassilievii (Kuzen.) Jurtz. ssp. *petrovskii* Jurtz.	60	А	Ч
Arenaria capillaris Poir.	22	ГА-М	ВС-ЗА
Cerastium arvense L.	36	А-Б	Ц
C. beeringianum Cham. et Schlecht. ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.	72	А	ВС-ЗА
C. jenisejense Hult.	72	ГА-М	Е-ЗА
C. maximum L.	38	А-Б	С-ЗА
C. regelii Ostenf. s. str.	72	А	ВС-ЗА
Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan.	48	А-А	Ц
G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan.	24	А-А	Ц
G. apetala ssp. *attenuata* (Farr.) Petrovsky	24	А-А	А
G. ostenfeldii (A. Pors.) Petrovsky	72	ГА	Ч-ЗА

Вид	2n	Широтные группы	Долготные группы
G. triflora (R. Br.) Tolm. et Kozhan.	72	А	ВС-А
Honckenya peploides (L.) Ehrh. ssp. *diffusa* (Hornem.) Hult.	66, 68	А	Ц
Lychnis sibirica L. ssp. *villosula* (Trautv.) Tolm.	24	А	ВС
Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell.	26	А-А	Ц
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	44, 46	А-А	С-ЗА
M. rossii (R. Br.) Graebn. s. str.	58	А	Ч-А-Е
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	24, 26	А-А	Ц
Sagina intermedia Fenzl	56	А-А	Ц
Silene repens Patrin	24	А-Б	Е-ЗА
Stellaria ciliatosepala Trautv.	72, 78, 91, 104	ГА	Ц
S. crassifolia Ehrh.	26	А-Б	Ц
S. crassipes Hult.	104	А	Ц
S. edwardsii R. Br.	104	А	Ц
S. fischerana Ser.	26	ГА	ВС
S. humifusa Rottb.	26	А-Б	Ц
S. umbellata Turcz. ex Kir. et Kar.	26	А-А	ЦА-АБ
Aconitum delphinifolium DC.	32	ГА	ВС-ЗА
Anemone richardsonii Hook.	14	ГА	ВС-А
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch ssp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janch. ex Petrovsky	32	А-А	Ц
Caltha arctica R. Br.	32	А	С-ЗА
C. caespitosa Schipcz.	52, 56, 60	А	С
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge	16	А-А	ЦА-АБ
Pulsatilla nuttaliana (DC.) Bertcht. et J. Presl ssp. *multifida* (G. Pritz.) Aichele et Schwegler	16	А-Б	С-ЗА
Ranunculus affinis R. Br.	32	А-А	Ц
R. gmelinii DC. s. l.	32	А-Б	Ц
R. grayi Britt.	16	А-А	ВС-ЗА
R. hyperboreus Rottb. ssp. *hyperboreus*	32	ГА	Ц
R. hyperboreus ssp. *arnellii* Scheutz	32	А	Е-ЗА
R. nivalis L.	48	А-А	Ц
R. pallasii Schlecht.	32	А	Ц
R. pygmaeus Wahlenb.	16	А-А	Ц
R. spitzbergensis Hadač	24	А	Е
R. sulphureus C. J. Phipps	80, 96	А-А	Ц
R. turneri Greene, s. str.	28	А	ВС-ЗА
Thalictrum alpinum L.	14	А-А	Ц
Papaver anjuicum Tolm.	42	А	Ч
P. atrovirens Petrovsky	56	А	Э
P. calcareum Petrovsky	42, 70, 84	А	Э
P. chionophilum Petrovsky	48, 56	А	Э
P. gorodkovii Tolm. et Petrovsky	42, 56	А	Э
P. lapponicum (Tolm.) Nordh. s. str.	42	А	Ц
P. lapponicum ssp. *porsildii* Knab.	42	А	Ч-А
P. multiradiatum Petrovsky	42, 70	А	Э
P. nudicaule L. ssp. *insulare* Petrovsky	42	А	Э
P. polare (Tolm.) Perf.	42	А	Ц
P. radicatum Rottb. ssp. *occidentale* Lundstr.	42, 48, 56	А	Ч-А
P. pulvinatum Tolm.	28, 35, 70	А	ВС
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	56, 70	А-А	Ч
P. uschakovii Tolm. et Petrovsky	42, 49	А	Э
Arabis septentrionalis N. Busch	16	А-А	С
Braya aenea Bunge ssp. *pseudoaenea* Petrovsky	28	А	Ч
B. pilosa Hook.	28	А	ВС-А
B. purpurascens (R. Br.) Bunge	56	А	Ц
Cardamine bellidifolia L.	16	А-А	Ц
C. digitata Richards.	28, 42	А	Ч-ЗА
C. pratensis L. ssp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz	≈90	ГА	Ц
C. purpurea Cham. et Schlecht.	96	А-А	А
Cochlearia arctica Schlecht ex DC.	14	А	Ц
C. groenlandica L.	14	А	Ц
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz	14	ГА	С-ЗА
Draba aleutica Ekman ssp. *arctoberingensis* Jurtz. et Petrovsky	—	А	Ч
D. alpina L.	64	А-А	Ц
D. arctica J. Vahl	80	А	ВС-А
D. arctogena (Ekman) Ekman	48	А	Ч-А

Вид	2n	Широтные группы	Долготные группы
D. barbata Pohle	100	А-А	ВС-ЗА
D. groenlandica Ekman	64	А	ВС-А
D. cinerea Adams	48	ГА-М	Ц
D. crassifolia Graham	40	А-А	Ч-А-Е
D. fladnizensis Wulf.	16	А-А	Ц
D. hirta L.	64	ГА-М	Ц
D. juvenilis Kom.	48, 64	ГА-М	ВС
D. lactea Adams	32, 48	А	Ц
D. lonchocarpa Rydb.	16	А-А	ВС-ЗА
D. macrocarpa Adams	>80	А	Ц
D. nivalis Liljebl.	16	А-А	Ц
D. norvegica Gunn.	48	А	Ч-А-Е
D. oblongata R. Br. ex DC.	48	А	С-А
D. palanderana Kjellm.	32, 64	А	Ч-ЗА
D. parvisiliquosa Tolm.	48	А	ВС
D. pauciflora R. Br. (*D. micropetala* auct.)	32	А-А	Ц
D. pilosa DC.	32	А-А	ВС-ЗА
D. pseudopilosa Pohle	32, 48	А	ВС-ЗА
D. subcapitata Simm.	16	А	Ц
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.	36	ГА	С-А
Eutrema edwardsii R. Br.	28	А-А	Ц
Lesquerella arctica (Wormsk. ex Hornem.) S. Wats.	60	А	ВС-А
Parrya nudicaulis (L.) Regel	14, 28	А-А	Е-ЗА
Rhodiola rosea L.	22	А-А	Ц
Chrysosplenium alternifolium L.	48	А-Б	Е
Ch. rosendahlii Packer	96	А	А
Ch. tetrandrum (Lund) Th. Fries	24	А	Ц
Ch. wrightii Franch. et Savat.	24	А-А	Ч-ЗА
Parnassia kotzebuei Scham. et Schlecht.	18	А	ВС-А
Saxifraga caespitosa L.	80	А-А	Ц
S. cernua L.	48, 52, 56, 62,70	А-А	Ц
S. foliolosa R. Br.	56	А-А	Ц
S. funstonii (Small) Fedde	108, 112	А-А	ВС-ЗА
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	>100	А-А	Ц
S. hirculus L.	32	А-Б	Ц
S. hyperborea R. Br.	26	А-А	Ц
S. monticola (Small) Fedde	52	А-А	А
S. nelsoniana D. Don	80	А-А	ВС-ЗА
S. nivalis L.	60	А-А	Ц
S. oppositifolia L.	52	А-А	Ц
S. platysepala (Trautv.) Tolm.	32	А	Ц
S. rivularis L.	52	А-А	Ц
S. serpyllifolia Pursh	16	А-А	ВС-ЗА
S. setigera Pursh	16	А-А	ВС-ЗА
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	20	А-А	Ц
Dryas integrifolia Vahl	18	А-А	Ч-А
D. octopetala L.	18	А-А	Е-ЗА
D. punctata Juz.	18	А-А	Е-ЗА
Potentilla anachoretica Soják	28	А	Ч
P. arenosa (Turcz.) Juz.	42, 49, 56, 70	А-Б	ВС-ЗА
P. biflora Willd. ex Schlecht.	14	А-А	ЦА-АБ
P. chamissonis Hult.	56, 70	А	Ч-А-Е
P. crebridens Juz.	28	ГА-М	ВС
P. elegans Cham. et Schlecht.	14	А-А	ВС-ЗА
P. gelida C. A. Mey. s. l.	28	А-А	Е
P. hyparctica Malte	42	А-А	Ц
P. nivea L. s. str.	56	ГА-М	Ц
P. nivea ssp. *fallax* A. Pors.	49, 56	ГА	Ч-ЗА
P. pulchella R. Br.	28	А	Ц
P. pulviniformis Khokhr.	49	А	Ч
P. uniflora Ledeb. s. str.	28	А	ВС-А
P. uniflora ssp. *subvillosa* Jurtz.	42	А	Ч-ЗА
P. vahliana Lehm.	28	А	Ч-А
P. wrangelii Petrovsky	—	А	Э
Sanguisorba officinalis L.	28	А-Б	Ц
Astragalus alpinus L. ssp. *arcticus* (Bunge) Hult.	32	А	Ц

Вид	2n	Широтные группы	Долготные группы
Astragalus richardsonii Scheld.	32	А	ВС-ЗА
A. umbellatus Bunge	16	А-А	Е-ЗА
Hedysarum arcticum B. Fedtsch.	28	А	Е-ЗА
Oxytropis czukotica Jurtz. (=*O. tschuktschorum* Jurtz.)	32	А-А	Ч-ЗА
O. gorodkovii Jurtz.	16	А-А	Ч-ЗА
O. leucantha (Pall.) Bunge ssp. *schamurinii* Jurtz.	96	А	Э
O. maydelliana Trautv.	96	А-А	Ч-А
O. middendorffii Trautv.	48	А	ВС
O. uschakovii Jurtz. (*O. adamsiana* auct.)	32	А	Ч
O. wrangelii Jurtz.	64	А	Э
Chamerion latifolium (L.) Holub	72	ГА-М	Ц
Epilobium arcticum Sam.	36	А	Ц
Hippuris lanceolata Retz.	32	А-Б	Ц
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.	22	А-Б	ВС-ЗА
Pyrola grandiflora Radius	46	ГА	Ц
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	38	А-Б	С-А
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	52	ГА-М	Ц
Vaccinium uliginosum L. ssp. *microphyllum* Lange	24	ГА-М	Ц
V. vitis-idaea L. ssp. *minus* (Lodd.) Hult.	24	ГА-М	Ц
Cassiope tetragona (L.) D. Don	46	А-А	Ц
Androsace chamaejasme Wulf. ssp. *arctisibirica* Korobkov (*A. bungeana* auct.)	20	А	С-ЗА
A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.	40	А-А	ВС-ЗА
A. septentrionalis L.	20	А-Б	Ц
Primula borealis Duby	36	А-А	ВС-ЗА
P. tschuktschorum Kjellm.	22	А	Ч-ЗА
Armeria maritima (Mill.) Willd.	18	А-А	Ц
Gentiana arctophila Griseb.	—	А-А	Ч-ЗА
Gentiana tenella Rottb.	10	А-А	Ц
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	18	ГА-М	Е-ЗА
P. boreale Adam	18	ГА-М	Ц
Eritrichium sericeum (Lehm.) A. DC. ssp. *arctisibiricum* Petrovsky	28	А	ВС
Mertensia maritima (L.) S. F. Gray	24	ГА	Ч-А-Е
Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. et Serg.	24	ГА-М	Е-ЗА
Castilleja elegans Malte	24	А-А	Ч-ЗА
P. hirsuta L.	16	А-А	Ц
P. langsdorffii Fisch. ex Stev.	16	А-А	ВС-А
P. sudetica Willd. ssp. *albolabiata* Hult.	16	А	ВС-А
P. sudetica ssp. *novaiae-zemliae* Hult.	16	А	С
P. verticillata L.	12	А-А	Е-ЗА
P. villosa Ledeb. ex Spreng.	32	А	ВС
Valeriana capitata Pall. ex Link	56, 60, 90, 120	ГА-М	Е-ЗА
Campanula uniflora L.	34	А-А	Ч-А-Е
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman	84	А-А	ВС-А
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	58	А-А	Ч-ЗА
A. iljinii (Maguire) Iljin	56	ГА	С
Artemisia arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov	36	А-А	Ч-ЗА
A. arctisibirica Korobkov	54	А	ВС
A. borealis Pall.	18, 36	А-А	С-А
A. furcata Bieb.	36	А-А	ВС-ЗА
A. glomerata Ledeb.	18	А-А	Ч-ЗА
A. richardsoniana Bess.	36	А	Ч-ЗА
A. tilesii Ledeb.	18	А-А	С-А
Aster alpinus L.	18	А-Б	Е-ЗА
Crepis nana Richards.	14	А-А	ЦА-АБ
Dendranthema hultenii (A. et D. Löve) Tzvel.	18	А	Ц
Erigeron compositus Pursh	54	А-А	Ч-А
E. komarovii Botsch.	18	А-А	С
Matricaria maritima L. ssp. *phaeocephala* (Rupr.) Rauschert	18	А	Ц
Nardosmia frigida (L.) Hook.	60	А-Б	Е-ЗА
N. glacialis Ledeb.	56, 60	А-А	ВС
Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb.	48	А-А	ВС
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	48	А-А	С-ЗА
S. congestus (R. Br.) DC.	48	ГА	С-А
S. frigidus (Richards.) Less.	48, 96	А-А	Ч-ЗА
S. hyperborealis Greenm.	138	А-А	Ч-ЗА

Вид	2n	Широтные группы	Долготные группы
S. integrifolius (L.) Clairv.	48	А-Б	Е
S. tundricola Tolm.	48	А-А	С-ЗА
Taraxacum alascanum Rydb.	24, 32	А-А	Ч-ЗА
T. arcticum (Trautv.) Dahlst.	40	А-А	Ц
T. ceratophorum (Ledeb.) DC.	24, 32, 56	А-А	Ц
T. chamissonis Greene	32	ГА	Ч-ЗА
T. hyparcticum Dahlst.	24, 32, 40	А	С-А
T. lacerum Greene	24	А	Ч-А
T. lateritium Dahlst.	24	А	ВС-ЗА
T. phymatocarpum J. Vahl	24, 32	А	Ц
T. sibiricum Dahlst.	24, 32	А-А	ВС
Stellaria laeta Richards.	104	А-А	Ч-А
S. monantha Hult.	52, 94	А-А	Ч-А
S. peduncularis Bunge	72, 78	А-Б	Е
Lagotis minor (Willd.) Standl.	22	А-А	Е-ЗА
Pedicularis amoena Adams ex Stev.	16	А-А	С
P. capitata Adams	16	А-А	ВС-А
Eriophorum vaginatum L.	58	А-Б	Ц

Сравнительные данные, приведенные в табл. 3, свидетельствуют о том, что нет никаких указаний на прямую зависимость между процентом диплоидов в отдельных группах и широтным типом группы. Доля диплоидов в широтных группах во всех трех флорах скорее всего определяется конкретными связями таксонов с определенными флористическими регионами (или центрами), т. е. прежде всего обстоятельствами и факторами историческими.

В качестве иллюстрации рассмотрим видовой состав отдельных групп и возможные причины отсутствия (или присутствия) видов-диплоидов в каждой из сравниваемых флор.

Во флоре окрестностей мыса Томпсон самый низкий процент диплоидов оказался среди бореальных видов. Следует заметить, что в этом районе до сих пор не были найдены такие обычные для о. Врангеля и встречающиеся в других пунктах северо-западной Аляски диплоидные виды, как *Cerastium maximum*, *Silene repens*, *Pulsatilla multifida*, *Aster alpinus*, а также произрастающий на острове, но не известный на Аляске восточно-сибирский вид *Festuca le-*

ТАБЛИЦА 2

Изученность чисел хромосом у видов растений о. Врангеля

Группа	Общее число видов	Изучено видов		Диплоиды		Полиплоиды	
		с о. Врангеля	из разных источников	число видов	процент от общего числа	число видов	процент от общего числа
Однодольные (без осоковых)	62	59	62	7 (7) *	11.3	52 (55) *	88.7
Двудольные	246	224	243	76 (81)	33.3	148 (162)	66.7
Всего . . .	308	283	305	83 (88)	28.9	200 (217)	71.1
Папоротникообразные	5	1	5	1 (1)	20.0	— (4)	80.0
Осоковые	30	25	30	— **	—	—	—
Итого . . .	343	309	340	84 (89)	28.7	200 (221)	71.3

* В скобках указано число видов по данным из разных источников; по этим данным произведен пересчет в проценты.

** Осоковые исключены из подсчетов ввиду большого числа анеуплоидов и трудности разграничения диплоидов и полиплоидов.

ТАБЛИЦА 3

Распределение диплоидов по географическим группам *

Географические группы и фракции	Число исследованных видов			Число диплоидов			Процент диплоидов		
	о. Врангеля	северо-западная Аляска	северо-западная Чукотка	о. Врангеля	северо-западная Аляска	северо-западная Чукотка	о. Врангеля	северо-западная Аляска	северо-западная Чукотка
Широтные группы									
Арктическая (А)	98	54	51	16	22	12	16.3	40.7	24.0
Арктоальпийская (А-А)	132	113	98	51	44	38	38.6	38.9	38.8
Всего арктическая фракция							29.1	39.5	33.6
Гипоарктическая (ГА)	23	26	38	5	12	14	21.7	46.2	36.8
Гипоаркто-монтанная (ГА-М)	26	29	30	5	13	11	19.2	44.8	36.7
Всего гипоарктическая фракция							20.4	45.4	36.8
Бореальная фракция **	26	36	43	11	14	13	42.3	38.2	30.2
Все группы вместе	305	258	260	88	105	88	28.9	40.7	33.8
Долготные группы									
Циркумполярная (Ц)	112	98	95	30	30	28	26.8	32.6	29.5
Нециркумполярные — вместе	193	160	165	58	75	60	30.1	43.5	36.4
в том числе:									
Центральноазиатско-амфиберингийская (ЦА-АБ)	4	3	1	4	3	1	100.0	100.0	100.0
Сибирская (С)	8	—	7	6	—	5	75.0	—	71.4
Евразиатско-западноамериканская (Е-ЗА)	18	18	17	9	10	9	50.0	55.6	52.9
Восточносибирско-американская (ВС-А)	15	12	11	6	8	5	40.0	66.7	45.5
Сибирско-западноамериканская (С-ЗА)	16	19	21	6	8	8	37.5	42.1	38.1
Восточносибирско-западноамериканская (ВС-ЗА)	26	26	28	8	9	9	30.8	34.7	32.1
Сибирско-американская (С-А)	10	10	12	3	4	1	30.0	40.0	8.3
Восточно-сибирская (ВС)	18	—	20	5	—	6	27.8	—	30.0
Чукотско-западноамериканская (Ч-ЗА)	28	38	20	6	20	9	21.4	52.6	45.0
Американская (А)	5	14	—	1	3	—	20.0	21.4	—
Евразиатская (Е)	6	—	10	1	—	3	16.7	—	30.0
Чукотско-американо-европейская (Ч-А-Е)	8	8	2	1	4	1	12.5	50.0	50.0
Чукотско-американская (Ч-А)	11	12	6	1	6	—	9.1	50.0	—
Эндемики и субэндемики (Э)	13	—	—	1	—	—	7.7	—	—
Чукотская (Ч)	7	—	10	—	—	3	—	—	30.0

* В тех случаях, когда у одного вида обнаружены диплоидная и полиплоидная расы, вид рассматривается как диплоидный.

** Включает бореальные (Б), арктобореальные (А-Б) и арктобореальномонтанные (А-Б-М) виды.

nensis. Отсутствие перечисленных видов в окрестностях мыса Томпсон не может быть объяснено суровостью климатических условий, связанных с географическим положением территории, поскольку эти виды встречаются в более высоких широтах. Судя по тому, что названные виды сравнительно редки и на северо-востоке Чукотского п-ова, особенности их распространения, по-видимому, связаны с изменениями конфигурации суши и акваторий в этом районе.

Своеобразная картина наблюдается в группе арктоальпийских видов. Во всех трех флорах оказалась примерно равная доля диплоидных арктоальпийцев. Однако в районе мыса Томпсон отсутствуют по крайней мере 19 диплоидных таксонов, присущих арктоальпийской группе флоры о. Врангеля. Среди них — *Festuca auriculata*, *Salix reptans*, *Claytonia arctica*, *Minuartia biflora*,

Stellaria umbellata, *Ranunculus grayi*, *Arabis septentrionalis*, *Draba fladnizensis*, *D. lonchocarpa*, *Saxifraga tenuis*, *Potentilla elegans*, *Pedicularis amoena*, *P. hirsuta*, *Erigeron komarovii* и др. Совершенно очевидно, что эти виды отсутствуют в районе мыса Томпсон отнюдь не из-за ограничивающего влияния климата. Подобная же ситуация отмечается и на северо-западе Чукотки, где в составе арктоальпийской группы флоры нет 24 видов, обычных для о. Врангеля, таких как *Poa pseudoabbreviata*, *Oxygraphis glacialis*, *Saxifraga setigera*, *Dryas integrifolia*, *D. octopetala*, *Potentilla biflora*, *Astragalus umbellatus*, *Oxytropis mertensiana*, *Lagotis minor*, *Pedicularis capitata*, *Campanula uniflora*, *Crepis nana* и пр. Отсутствие этих видов в северо-западном районе Чукотки также трудно объяснить климатическими причинами.

Отсутствие определенной закономерности в распределении диплоидов по широтным группам в пределах отдельной флоры и подчас очень неодинаковая роль аналогичных групп в сравниваемых флорах отнюдь не служат подтверждением тезиса о зависимости доли диплоидов во флорах от широтного положения территории.

Мы попытались проследить, не существует ли закономерности в распределении диплоидов в долготном направлении (с запада на восток), не связано ли соотношение диплоидов и полиплоидов во флорах с особенностями определенных долготных групп. Анализ распределения диплоидов по долготным группам показал, что степень насыщенности диплоидами отдельных групп очень неодинакова, что во всех трех флорах доля диплоидов наиболее значительна в группах видов, происходящих из континентальных районов Средней и Восточной Сибири и главным образом из горных районов. Весьма показательна в этом отношении группа центральноазиатско-амфиберингийских видов, представленная исключительно диплоидами: *Stellaria umbellata*, *Oxygraphis glacialis*, *Potentilla biflora*, *Crepis nana*. Очень значительна роль диплоидов в евразиатско-западноамериканской, восточносибирско-американской и чукотско-западноамериканской группах, где почти каждый второй вид — диплоидный.

Результаты сравнительного анализа дают основание предполагать, что соотношение диплоидов в аналогичных долготных группах для каждой отдельно взятой флоры определяется не протяженностью ареалов видов или крайними долготными координатами группового ареала, а конкретными связями видов с центрами (или районами) формообразования. Иллюстрацией этого может служить доля диплоидов в сибирско-американской и чукотско-американской долготных группах (соответственно 20 и 10% для о. Врангеля и 40 и 50% — для района мыса Томпсон). Близость районов формообразования наглядно проявляется в ареалах отдельных кариологических рас. Такие виды, как *Deschampsia caespitosa*, *Salix rotundifolia*, *Rumex graminifolius*, *Ranunculus gmelinii*, *Saxifraga hirculus*, *Astragalus alpinus*, *Hedysarum hedysaroides*, *Ledum decumbens*, *Artemisia arctica*, *A. furcata*, на о. Врангеля представлены полиплоидными расами, в то время как на северо-западе Чукотки и Аляски у этих таксонов известны только диплоидные популяции. Сравнивая видовой состав отдельных широтных и долготных групп во флорах о. Врангеля и долины р. Оготорук на Аляске, мы обнаруживаем, что общее число диплоидов во флоре острова оказывается ниже за счет отсутствия на острове большой серии видов, по разным причинам не проникших в район острова, но обычных по обеим сторонам Берингова пролива. Среди этих видов основное ядро составляют чукотско-западноамериканские *Salix niphoclada*, *Claytonia tuberosa*, *Stellaria dicranoides*, *Anemone multiceps*, *Saxifraga eschscholtzii*, *Hedysarum mackenziei*, *Campanula lasiocarpa*, *Artemisia globularia*; чукотско-американские *Anemone parviflora*, *Pedicularis lanata*, *Dendranthema integrifolium*, *Saussurea angustifolia* и др. Большинство перечисленных видов произрастает сейчас в климатических условиях, довольно сходных с современным климатом о. Врангеля, и отсутствие многих из этих видов на острове обусловлено скорее историческими причинами, нежели ограничивающим влиянием климата. Очевидно, различия в соотношении диплоидов и полиплоидов в сравниваемых нами флорах не могут быть удовлетворительно объяснены климатическими факторами, прямо или косвенно связанными с широтным положением территорий.

Данные, представленные в табл. 4, показывают, что и соотношения видов с разным уровнем полиплоидии во флорах четырех арктических территорий не выявляют какой-либо определенной корреляции или закономерности. Во всяком случае нет никаких оснований интерпретировать эти данные как свидетельство непосредственной зависимости подобных соотношений от географических координат территории флоры.

Определенное сходство цифровых показателей в табл. 4 несомненно есть отражение сходства видового состава и систематической структуры флор, обус

ТАБЛИЦА 4

Соотношение видов с разным уровнем полиплоидии во флорах отдельных арктических регионов *

Регион	Исследовано видов	Уровень полиплоидии								Всего	
		2x		4x		6x		8x			
		число видов	% от общего числа	число видов	% от общего числа	число видов	% от общего числа	число видов	% от общего числа	число видов	% от общего числа
О. Врангеля	305	88	28.9	86	28.2	62	20.3	36	11.8	272	89.2
Северо-западная Чукотка	260	88	33.8	84	32.3	43	16.5	26	10.0	241	92.5
Северо-западная Аляска	258	105	40.7	80	31.0	31	12.0	25	9.7	241	93.4
Гренландия **	336	103	30.7	93	27.7	38	11.3	53	15.8	287	85.4

* Сравниваются только данные для покрытосемянных растений.
** Данные по источнику: Jörgensen et al. (1958).

ловленного общностью развития и сравнительной молодостью флор арктической области, а некоторые частные различия, по-видимому, являются следствием специфичных экологических условий, особенностей миграции и т. п.

С точки зрения цитотаксономии несомненный интерес представляет группа видов, именуемых по терминологии C. Favarger (1961) «неополиплоидами». Как известно, к этой группе относятся близкородственные, морфологически сходные таксоны, отличающиеся более высоким уровнем плоидии. По сути дела к неополиплоидам относятся также хромосомные расы, т. е. расы, не имеющие заметных макроморфологических различий, но имеющие более высокое число хромосом. На о. Врангеля к группе неополиплоидов относятся по крайней мере 104 таксона (30% всей флоры). Для сравнения: во флоре Гренландии неополиплоиды составляют 22, во флоре северо-западной Аляски — 11%.

Из этих 104 видов не все исследованы в должной повторности, и для многих из них характер кариологической дифференциации недостаточно ясен, но уже имеющиеся данные позволяют составить определенное представление об интенсивности процессов дифференциации в островных популяциях многих видов.

Лишь немногие из произрастающих на острове неополиплоидов имеют хорошо выраженные признаки, отличающие их от исходной расы. Одним из наиболее выразительных примеров такого рода является пара видов *Saxifraga setigera* (2n=16)—*S. platysepala* (2n=32). Эти два таксона произрастают совместно на Таймыре, на Новосибирских островах и на о. Врангеля. Это дает основание предполагать, что возникновение тетраплоидной *S. platysepala* связано с полосой шельфовой суши, некогда простиравшейся от Таймыра до о. Врангеля, а ныне покрытой морскими акваториями. Не менее наглядным примером может служить пара *Oxytropis gorodkovii* (2n=16)—*O. czukotica* (2n=32) (см. Юрцев, Жукова, 1968). Еще несколько видов имеют хромосомные расы, характеризующиеся некоторыми морфологическими различиями, позволившими выделить их в качестве разновидностей и даже подвидов. Таковы *Papaver gorodkovii* (2n=42 и 2n=56), *Senecio frigidus* (2n=48 и 2n=96), *S. hyperborealis* (2n=46 и 2n=138) и др. У абсолютного большинства видов кариологические расы с разными числами хромосом внешне неотличимы. Это свидетельствует о сравнительной молодости вновь возникших полиплоидов.

Перечень островных видов, имеющих две и более хромосомных рас, дает возможность судить о таксонах и таксономических группах, в которых кариологическая дифференциация отмечается наиболее часто. Сравнение этого перечня с данными по другим районам Арктики, в частности с имеющимися у нас материалами по нескольким районам Чукотки, указывает на большое сходство кариологической дифференциации у одних и тех же видов на острове и на материковых территориях Арктики. Однако для большой серии видов новые хромосомные расы выявлены пока только на о. Врангеля. К числу таких таксонов относятся *Arctophila fulva*, *Festuca hyperborea*, *Poa vrangelica*, *Papaver calcareum*, *P. chionophilum*, *P. gorodkovii*, *P. pulvinatum*, *P. radicatum*, *P. uschakovii*, *Draba juvenilis*, *D. lactea*, *D. palanderana*, *Potentilla nivea* ssp. *fallax*, *Taraxacum ceratophorum*, *T. sibiricum* и др.

Многие хромосомные расы на острове, вероятно, появились в результате апомиктической репродукции. Более чем у 30 видов отмечены кариологические расы с несбалансированным набором хромосом, но только для 11 из них безусловно известен вегетативный способ размножения (у *Poa pratensis* ssp. *colpodea*, *P. vrangelica*, *Puccinellia phryganodes*, *Festuca prolifera*, *F. vivipara*, *Rumex graminifolius*, *Polygonum viviparum*, *Stellaria ciliatosepala*, *Minuartia rossii*, *Saxifraga cernua*, *S. foliolosa*). Механизм репродукции у остальных рас с несбалансированными хромосомными наборами пока не изучен. Имеются лишь отдельные указания на апомиксис у видов рода *Poa* (Солнцева и др., 1977). Если исходить из данных для Гренландии (Jörgensen et al., 1958), где апомиктические виды составляют около 10% всей флоры, можно предполагать, что и во флоре о. Врангеля доля апомиктов окажется приблизительно такой же. Как известно, апогамная репродукция нередко определяет большой внутривидовой полиморфизм. Исключительное многообразие форм, наблюдающееся в островных популяциях таких видов, как *Calamagrostis holmii*, *Deschampsia caespitosa* s. l., *Poa arctica*, *P. glauca*, *P. malacantha*, *Stellaria ciliatosepala*, *Papaver gorodkovii*, *P. pulvinatum*, *P. radicatum*, *Draba arctica*, *D. alpina* и др., возможно, также связано с апогамией.

Цитотаксономические материалы по флоре о. Врангеля позволяют сделать следующее заключение.

а) Цитотаксономическая структура флоры о. Врангеля сходна с аналогичными структурами флор других арктических территорий.

б) Анализ флоры острова и флор других территорий заставляет предполагать, что основные цитотаксономические соотношения в них определяются прежде всего историческими связями отдельных видов и таксономических групп и современной биогеографической обстановкой в каждом конкретном районе.

в) Во флоре о. Врангеля очень высока доля неополиплоидов (включая хромосомные расы). В связи с крупными климатическими флуктуациями, имевшими место в четвертичное время в северной части Берингийской суши, численность популяций многих видов растений на территории острова могла резко меняться и это обстоятельство могло быть причиной периодических волн формообразования, в том числе и причиной возникновения новых кариологических рас. Резкое увеличение численности популяций в таких случаях несомненно способствовало становлению и последующему сохранению новых кариологических рас.

г) Макроморфологическое и кариологическое изучение свидетельствует, что на территории острова особенно интенсивно протекают формообразовательные процессы в популяциях видов родов *Deschampsia*, *Papaver*, *Draba*, *Taraxacum*.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1969). Числа хромосом у некоторых видов растений северо-востока СССР, IV. Бот. ж., 54, 12. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1976). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, II. Бот. ж., 61, 7. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, III. Бот. ж., 62, 8. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1980). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Анюйского нагорья. Бот. ж., 65, 5. — Петровский В. В., Жу-

к о в а П. Г. (1979). Цитотаксономические соотношения во флоре острова Врангеля. В кн.: Биологические проблемы Севера, VIII симпозиум (тез. докл.). Апатиты, Изд. Кол. фил. АН СССР. — С о л н ц е в а М. П., Л е в к о в с к и й В. П., К и ш е ч н и к о в а Т. И. (1977). К эмбриологии мятликов (*Poa* L.) острова Врангеля. ДАН СССР, 237,1. — Ю р ц е в Б. А., Ж у к о в а П. Г. (1968). Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп бобовых). Бот. ж., 53, 11. — F a v a r g e r C. (1961). Sur l'emploi des nombres de chromosomes en geographie botanique historique. Zürich Geobot. Inst. Eidgenossische Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, Bericht, 32. — H a g e r u p O. (1931). Polyploidie in Beziehung zu Klima. Ökologie und Phylogenie. Hereditas, 16. — J o h n s o n A. W., P a c k e r J. G. (1967). Distribution, ecology and cytology of the Ogotoruk Creek flora and the history of Beringia. The Bering Land Bridge. Stanford. — J o h n s o n A. W., P a c k e r J. G. (1968). Chromosome numbers in the flora of Ogotoruk Creek, N. W. Alaska. Bot. Not. (Lund), 121.— J ö r g e n s e n C. A., S ö r e n s e n Th., W e s t e r g a a r d M. (1958). The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. Biol. Skr. Kongel. Dansk. Vid. Selsk., 9, 4. — L ö v e A., L ö v e D. (1949). The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. Portugal. Acta Biol., ser. A.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 IX 1981.

SUMMARY

As a result of a karyological study of 340 vascular plant species from the Wrangel Island, it has been established that 89 species are diploids and 221 species are polyploids (apart from 30 species of the *Cyperaceae*). Thus, in the flora of the Wrangel Island diploids make up 28.7%, polyploids —71.3%. Among monocotyledons 7 species are diploids (11.3%) and 55 species are polyploids (88.7%). Dicotyledons number 81 diploids (33.3%) and 162 polyploids (66.7%). Among separate geographical groups of species the largest quota of diploids have taxa from the continental mountain regions of Central and Eastern Siberia. The flora of the Wrangel Island has very high percentage of neopolyploids (30%), among which prevail karyological races, only slightly different from the ancestral forms. The rise of new polyploid forms on the Wrangel Island most probably takes place at present as well.

УДК 581.9 (571.651)

С. С. Холод

ОЧЕРК РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСТРОВА БОЛЬШОЙ РОУТАН (ЧАУНСКАЯ ГУБА, ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА)

S. S. KHOLOD. AN OUTLINE OF THE VEGETATION OF THE BIG ROTAN ISLAND (CHAUN BAY, WESTERN CHUKOTKA)

Описан растительный покров о. Большой Роутан; изучена тундровая растительность на песчаных почвах.

Остров Большой Роутан расположен в восточной части Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. Автор работал на острове в 1981 г. в течение двух месяцев с целью геоботанического обследования и составления карты растительности, принимая участие в работах, которые вела группа Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР на Чукотке под руководством Б. А. Юрцева.

Остров представляет собой песчаный останец площадью около 30 км^2 с максимальной высотой 78 м. Пролив шириной 3.5 км отделяет его от п-ова Певек и пролив шириной 500—600 м — от расположенного южнее о. Малый Роутан. В целом о. Большой Роутан мало расчленен; основная часть его — платообразная поверхность с уклоном 2—4° преимущественно на северо-запад и юго-запад. В восточной и юго-восточной частях плато подходит к берегу моря и обрывается довольно круто, расчленяясь крупными короткими оврагами. В южной и особенно в юго-западной частях остров понижается, постепенно переходя в обширные косы и марши — илистые и слабозасоленные равнины.

Происхождение о. Большой Роутан тесно связано с происхождением всех «едомных» толщ Северо-Востока СССР. В настоящее время среди некоторых геологов и мерзлотоведов (Томирдиаро, 1980; Шило, Томирдиаро, 1981) сложилась точка зрения, в соответствии с которой широко распространенные здесь алевритовые четвертичные отложения, пронизанные решеткой мощных жильных льдов (так называемая едома — народное название, употребляемое как научный термин), представляют собой ледово-лёссовую толщу, отложенную в сухие, аридные эпохи верхнего плейстоцена. В это время океан отступил далеко на север, при этом обнажилась громадная область шельфа, которая быстро обсыхала и служила первичным материалом эоловых процессов. Сторонники гипотезы лёссового литогенеза не отрицают возможности образования и песчаных едом, к которым относится о. Большой Роутан.

Спорово-пыльцевая диаграмма по о. Большой Роутан (Вейнбергс и др., 1976) подтверждает процессы резкого иссушения в верхнем плейстоцене. Диаграмма охватывает горизонты с возрастом от 22 900 до 10 980 лет, т. е. время сартанского похолодания. В верхней части приведенной авторами спорово-пыльцевой диаграммы можно видеть довольно постоянное и высокое содержание пыльцы представителей сем. *Gramineae*, с пиками которых совпадают пики сем. *Caryophyllaceae* и рода *Artemisia*, что может указывать на наиболее континентальные условия начала и середины сартанского времени. В верхней части диаграммы (конец сартанского времени и конец плейстоцена) в целом наблюдается общее увеличение в составе растительности пыльцы видов рода *Betula* секции *Nanae* и спор рода *Sphagnum*. Вместе с этим практически выпали полыни, резко уменьшилось число видов семейств *Gramineae* и *Caryophyllaceae*.

Переходный период от плейстоцена к голоцену сопровождался уменьшением степени континентальности, о чем свидетельствует возрастание роли сфагновых мхов.

Процессы перигляциального литогенеза в верхнем плейстоцене сопровождались подъемом мерзлоты, сковыванием вышележащих горизонтов и формированием мощных ледяных жил. В голоцене началась термокарстовая переработка рельефа, что сопровождалось вытаиванием ледяных жил и заложением термокарстовых котловин. На о. Большой Роутан существует в настоящее время 8 крупных термокарстовых котловин диаметром от 0.3 до 1 км. Большинство днищ котловин занято озерами. Наблюдается процесс интенсивного роста этих котловин вширь, особенно в конце лета, когда вода в озерах достигает наивысшего уровня.

В целом на о. Большой Роутан можно наметить следующие основные элементы мезорельефа: плоская первичная поверхность острова, не подверженная к настоящему моменту процессу термокарстовой переработки, глубокие прибрежные овраги (глубина расчленения плато до 60 м), термокарстовые котловины, узкие врезанные долины протоков, плоские и заболоченные межувалистые ложбины, увалы южной части острова (высота 7—10 м), низкая и высокая морские террасы, марши, песчаные косы. Очень характерны для острова эродированные поверхности, приуроченные к верхним частям склонов южной экспозиции. Выше этих поверхностей обычно хорошо выражена полоса термокарстовых просадок. Байджараховый рельеф представлен небольшими буграми (до 1 м в высоту) на склоне северной экспозиции центральной части острова. Гривково-ложбинный рельеф прослеживается на плато, ширина ложбин колеблется от 15 до 100 см, и здесь часто застаивается вода. На хорошо прогреваемых склонах южной экспозиции встречаются небольшие песчаные бугорки (40—60 см в диаметре) — результат роющей деятельности суслика Парри.

В довольно большом разнообразии представлены на острове полигональные формы рельефа. Все полигоны по их морфологии можно разделить на следующие группы: а) полигоны с хорошо выраженной центральной углубленной частью и соответственно с хорошо выраженными боковыми валиками, б) полигоны с плоской срединной поверхностью, валики не выражены, в) полигоны со слегка выпуклой поверхностью. Первые две группы — обычно правильные тетрагоны, сторона которых изменяется от 5 до 7—8 м. В последней группе почти никогда не встречаются правильные тетрагоны, это — 5-, 6-, 8-угольные полигоны, всегда разбитые на плоско-бугорковатые отдельности.

Растительность о. Большой Роутан ранее обследована не была. За время работы на острове нами было выполнено 100 геоботанических описаний, изучена растительность на 8 профилях, два из которых сделаны совместно с Т. Г. Полозовой. Кроме того, в наше распоряжение Полозова предоставила еще 38 описаний, за что автор выражает ей искреннюю признательность. Таким образом, мы располагали 138 описаниями, которые были подвергнуты табличной обработке для выделения растительных ассоциаций. Мхи к описаниям определены О. М. Афониной и Т. К. Юрковской, лишайники — М. П. Андреевым, печеночники — А. Л. Жуковой, которым автор выражает сердечную благодарность.

Основным критерием для выделения ассоциаций послужила степень флористического сходства. В процессе табличной обработки описаний были выявлены характерные виды, имеющие локальную приуроченность к данному фитоценозу благодаря своей экологической специализации. Для определения основных фитоценотических единиц составляли таблицы: валовую, постоянства и разделительную. В валовой таблице указывалось покрытие каждого вида в процентах и высчитывалось значение показателя абсолютного постоянства (количество описаний, в которых данный вид встречается). Исходя из данных валовой таблицы составлялась таблица постоянства. В отличие от способа составления такой таблицы, применяемого школой Браун-Бланке, мы включили в таблицу виды с высоким постоянством. Виды, на основании которых были выделены естественные фитоценотические группы (синтаксоны), можно считать характерными видами, но обладающими различной степенью верности по градации, предложенной Браун-Бланке (см. Александрова, 1969:75).

Кроме участков, занятых определенными ассоциациями, на острове развита комплексная растительность, в которой основными составляющими элементами являются фрагменты сообществ.

Наиболее распространенными сообществами на острове являются тундровые, т. е. относящиеся к **тундровому** типу растительности.[1] Они занимают плоские и слабонаклонные поверхности, все склоны северной, восточной и западной экспозиций. Среди этих сообществ практически нельзя выделить какие-либо монодоминантные группы. Характерно присутствие во всех тундровых сообществах *Betula exilis*, высота которой редко превышает 20—25 см. Другими постоянными видами являются *Ledum decumbens* и *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*. Здесь также присутствуют *Empetrum subholarcticum* и *Salix sphenophylla*. В большинстве тундровых сообществ преобладает *Ledum decumbens*, его проективное покрытие колеблется от 30 до 60%; сообщества с проективным покрытием багульника более 70% редки, они иногда встречаются на озерных террасах в нижней части склонов северной экспозиции. Большое число видов тундровых кустарничков представлено на склонах северной экспозиции крутизной не менее 20—25°, это — *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *Empetrum subholarcticum*, *Salix sphenophylla*, *Arctous alpina*, *Diapensia obovata*, *Cassiope tetragona* (последние два, преимущественно горных вида представлены на острове в весьма малом количестве).

К тундровому типу растительности относятся следующие ассоциации.

Б р у с н и ч н о - е р н и ч к о в о - б а г у л ь н и к о в а я. Основные компоненты: *Ledum decumbens* (проективное покрытие 40—50%),[2] *Betula exilis* (25—35%, высота обычно 10—15 см, редко выше), *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* (10—15%). Это — характерные виды ассоциации, их можно отнести к видам со степенью верности 3, т. е. к «благосклонным», которые встречаются во многих сообществах. Другими компонентами являются: из цветковых — *Salix sphenophylla*, *Arctous alpina*, *Empetrum subholarcticum*, *Polygonum tripterocarpum*, *Anemone sibirica*, *Valeriana capitata*, *Senecio tundricola*, *Luzula confusa*, *Carex lugens*, *Eriophorum vaginatum* (изредка отдельные кочки), *Calamagrostis holmii*, *Poa arctica*, *Arctagrostis latifolia* (проективное покрытие злаков в сумме 8—10%); из мхов — *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum hyperboreum*, *Dicranum congestum*, *Drepanocladus uncinatus* (среднее покрытие мхами 10—12%); из лишайников — *Cetraria cucullata*, *Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica*, *Peltigera aphthosa*, *Cladonia coccifera*, *Stereocaulon paschale*. Общее проективное покрытие колеблется в пределах 92—99% (в большинстве случаев оно составляет 95—97%). При проективном покрытии 92—94% наблюдаются пятна «морозного кипения» — незадернованные пятна, имеющие в поперечнике 40—60 см.

И в н я ч к о в о - в о р о н и ч н а я. Вороничные сообщества (*Empetrum subholarcticum*) отмечены только на прибрежных морских песках — на террасах высотой 1—1.5 м над ур. м. Они часто сопровождаются зарослями *Leymus villosissimus*, отдельными особями *Phlojodicarpus villosus* и иногда *Rhodiola rosea*. На плато острова *Empetrum subholarcticum* обычно встречается вместе с *Salix sphenophylla*, образуя ивнячково-вороничную ассоциацию, которая характерна для наиболее дренированных участков плато. Здесь наблюдается довольно глубокое протаивание мерзлоты — до 75 см, обусловленное включением в песчаную почву фракций крупного песка, гравия и зерен кварца, что отличает эти почвы от почв, развитых под бруснично-ерничково-багульниковыми сообществами, где заметно интенсивнее происходят процессы гумусонакопления. Основные компоненты ивнячково-вороничной ассоциации: *Empetrum subholarcticum* (проективное покрытие 30—40%), *Salix sphenophylla* (25—30%), *Betula exilis* (10—12%), *Arctous alpina* (5—8%), *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* (2—5%), *Salix glauca* (2—3%), *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* (5—7%). Из них *Empetrum subholarcticum* можно считать «достаточно верным

---

[1] В вопросе определения и объема понятия типов растительности Арктики автор придерживался точки зрения В. Д. Александровой (1979).

[2] Здесь и далее проективное покрытие указано для видов, наиболее часто встречающихся в данной ассоциации.

(прочным)» характерным видом (степень верности 4). Остальные характерные виды являются лишь «благосклонными» (степень верности 3). В составе ассоциации встречаются также из злаков — *Calamagrostis holmii*, *Alopecurus alpinus*, *Koeleria asiatica*, *Arctagrostis latifolia*, *Leymus villosissimus*; из разнотравья — *Polygonum tripterocarpum*, *Androsace septentrionalis*, *Minuartia rubella* (все — менее 1%), из мхов — *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum hyperboreum*, *Dicranum elongatum* (вместе 10%); из лишайников — *Cetraria cucullata* (5%), *Dactylina arctica* (3—4%), *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon paschale*, *Alectoria nigricans*, *Sphaerophorus globosus*, *Ochrolechia frigida*. Общее проективное покрытие колеблется от 75 до 97%. На поверхности плато оно чаще всего составляет 90—95%, оголенные пятна грунта здесь нерегулярны и приурочены к слабым перегибам плато к котловинам. На высоких морских террасах общее покрытие составляет 75—83%, здесь незадернованный субстрат представлен крупным морским песком, не различающимся по фракциям.

Дриадовая. Дриадовые сообщества (*Dryas punctata*, местами со значительной примесью *D. incisa*) развиты исключительно на верхних частях склонов южной экспозиции в малоснежных местах, где снег сдувается сильными юго-восточными ветрами. Характерным видом является *Dryas punctata* (проективное покрытие до 55%, степень верности 4). Кроме того, здесь отмечены *Salix sphenophylla* (15—20%), *Empetrum subholarcticum* (10—15%), *Salix nummularia* (до 10%), *Arctous alpina* (2%), *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Dryas incisa*, *Bromus pumpellianus* (5—7%), *Poa arctica* (3—5%), *Calamagrostis holmii* (5—7%), *Koeleria asiatica* (3—5%), *Festuca kolymensis* (3—5%), *Hierochloë alpina* (менее 1%), *Trisetum spicatum* (суммарное покрытие злаками может доходить до 20%); разнотравье — *Myosotis asiatica*, *Rumex graminifolius*, *Armeria arctica*; мхи — *Polytrichum hyperboreum* (3—4%), *Dicranum elongatum* (1—2%); лишайники (общее покрытие до 20%) — *Cetraria cucullata* (1—2%), *Cladonia uncialis* (3—4%), *Ochrolechia frigida* (5—7%), *Alectoria nigricans* (5—7%), *A. ochroleuca* (2—3%), *Stereocaulon paschale* (7—8%), *Sphaerophorus globosus* (3—4%). Общее проективное покрытие колеблется от 55 до 97%. На некоторых склонах южной экспозиции развиты дриадовые сообщества, в состав которых входит *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*; в таких сообществах (имеющих поперечник 8—12 м) может наблюдаться полное задернение.

Ивнячково-злаковая. Сообщества, относящиеся к этой ассоциации, обычно наблюдаются на склонах южной экспозиции и на плоских краевых частях плато. Характерным видом является *Koeleria asiatica* (проективное покрытие 10—12%, степень верности 4). Здесь также встречаются *Poa arctica* (5—6%), *Alopecurus alpinus* (2—3%), *Calamagrostis holmii* (10—15%), *Hierochloë alpina* (5—6%; суммарное покрытие злаками до 40%), *Salix sphenophylla* (10—12%, степень верности 3), *Betula exilis* (10—12%), *Arctous alpina* (5—7%), *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* (3—4%); мхи (менее 3%) — *Dicranum elongatum*, *Aulacomnium turgidum*; лишайники (2—3%) — *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*. Общее проективное покрытие на плато обычно не ниже 85%, однако перед обрывами к морю возможно проявление пятнистости, и тогда общее проективное покрытие не превышает 65%. Основное задернение дают куртины *Salix sphenophylla* со злаками по периферии; между куртинами на поверхности виден супесчаный материал.

Кочкарнопушицевая. Сообщества из *Eriophorum vaginatum* развиты в основном в нижних частях ложбин, реже — на плато острова. Особенно большие площади они занимают в широких плоских ложбинах, образовавшихся вследствие спуска термокарстовых озер. В этом случае сообщества тянутся на расстояние до 400—500 м. Кочки, в сложении которых, кроме пушицы, участвуют мхи (расположены в нижней части кочки), а также кустарнички, занимают до 60—70% площади сообщества. Высота кочек колеблется от 10 до 20 см. Глубина залегания мерзлоты — наименьшая на острове (15—25 см от основания кочек). Характерный вид ассоциации — *Eriophorum vaginatum* (покрытие 25—40%, степень верности 4). Другие виды: *Ledum decumbens* (до 40%), *Betula exilis* (10—15%, высота не более 15—25 см), *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* (8—10%), *Empetrum subholarcticum* (1—2%), *Carex lugens* (1—3%), *Luzula confusa* (1—3%), *Calamagrostis holmii* (1—3%), *Poa arctica*

(3—4%); мхи (занимают нижнюю часть кочек и ложбинки между ними) — *Aulacomnium palustre* (3—5%), *Drepanocladus uncinatus* (1—3%), *Dicranum congestum* (1—3%), *D. elongatum*, *Polytrichum hyperboreum*; лишайники — *Cetraria cucullata*, *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia coccifera*, *C. macroceras*, *Peltigera aphthosa* (в сумме до 10%). Фрагменты кочкарнопушицевых сообществ встречаются и на некоторых полигонах (в их центральном углублении), а также на бортах валиков, обращенных в сторону мочажин.

Сообщества **болотного** типа растительности расположены в обширных плоских низинах, на днищах долин ручьев и оврагов. Почти все болота острова приурочены к полигонально-валиковому рельефу. Наиболее типичные болота образуются в обширных плоских ложбинах при недостаточном дренаже. Площадь открытых участков воды может достигать здесь 60—70%. Над поверхностью воды на 20—30 см возвышаются валики, на которых растет *Sphagnum squarrosum*. Валики в таких случаях часто представляют собой вытянутые в линии отдельные низкие бугры. На более высоких валиках уже появляются *Betula exilis*, *Empetrum subholarcticum*.

На более высоких гипсометрических уровнях встречаются полигоны с довольно широкими промежутками (мочажинами) между бортами двух соседних полигонов. В таких мочажинах наиболее часто встречаются сообщества из *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*; их проективное покрытие составляет соответственно 40, 40 и 15%. Сфагновые мхи здесь весьма редки. Центральные углубления таких полигонов часто переувлажнены, и здесь растет *Salix pulchra*; обычно окаймление из злаков *Alopecurus alpinus*, *Hierochloë pauciflora*. На валиках наблюдаются различные варианты сообществ с *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*, *Salix sphenophylla*, *Calamagrostis holmii*, *Poa arctica*, *Arctagrostis latifolia*.

В сообществах некомплексных болот с проточным увлажнением растут *Sphagnum fimbriatum*, *S. girgensonii*, *Salix saxatilis*, *S. fuscescens*, *Comarum palustre*, *Caltha arctica*, *Eriophorum angustifolium*. Глубина залегания мерзлоты — 25 см от поверхности грунта. Над поверхностью грунта на 15—20 см стоит вода. Термокарстовые просадки на острове зарастают *Hippuris vulgaris*, *Ranunculus gmelinii*, *Eriophorum medium*, *Carex stans*.

Большие площадки зарослей *Arctophila fulva* характерны для прибрежных и мелководных центральных частей термокарстовых озер. Обширные приморские марши покрыты гигрогалофитной растительностью из *Puccinellia phryganodes*, *Carex glareosa*, *C. subspathacea*, *Dendranthema hultenii*.

Гипоаркто-кустарниковый тип растительности в целом не характерен для острова: это редко встречающиеся участки зарослей *Salix pulchra* (высотой до 50 см) и *S. krylovii*, приуроченные к ложбинам на склонах северной экспозиции, где зимой скапливается больше снега, чем на склонах других экспозиций. Однако снег сходит достаточно рано, что обеспечивает бóльшую продолжительность вегетационного периода (и тем самым бóльшую сумму тепла), что благоприятствует развитию кустарников.

Тундровые луговины встречаются двух вариантов. В нижних частях склонов северной экспозиции или у их подножий, где снег сходит поздно, можно видеть нивальные луговины. Для сообществ этих луговин характерными видами являются *Oxyria digyna*, *Ranunculus nivalis*, проективное покрытие и степень верности которых составляют соответственно 10% и 5, 5—6% и 5. Другие виды этих сообществ — *Artemisia tilesii*, *Saxifraga nelsoniana*. Ложбины, где представлены эти сообщества, чередуются с гривами, занятыми *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Cassiope tetragona*. Второй, криоксеромезофитный вариант встречается маленькими участками на склонах южной экспозиции песчаных гряд, являющихся останцами первичной поверхности острова. Здесь развиты травянистые ксеромезофитные группировки арктоальпийских видов с *Carex rupestris* и *Kobresia myosuroides*.

Криофитно-степной тип растительности. Сообщества такого типа отмечены на склонах южной экспозиции, где наблюдается наибольшая глубина залегания мерзлоты. Размеры этих сообществ исключительно малы (до 2—2.5 м в поперечнике). Они приурочены к довольно крутым склонам (30—40°), прогре-

ваемым в вегетационный период солнечными лучами, направленными по нормали к поверхности склона. Один из наиболее характерных видов — *Carex obtusata* (проективное покрытие 5—6%, степень верности 5); во внутренней части острова в этом сообществе один раз была встречена *C. supina* ssp. *spaniocarpa*. В сообществах степного типа растительности присутствует ксероморфный кустарничек *Thymus oxyodontus* (проективное покрытие — 5%, степень верности 5), из злаков характерна *Festuca kolymensis* (5—15%, степень верности 5). Кроме того, здесь присутствуют следующие виды: *Pulsatilla multifida* (до 5%), *Galium verum* (5%), *Potentilla arenosa* (3—5%), *Tanacetum bipinnatum* (5%), *Koeleria asiatica*, *Bromus pumpellianus*, *Poa glauca* (покрытие злаками в сумме — 15—20%), *Aster alpinus*, *Polygonum laxmannii*, *Cerastium beeringianum*, *Androsace septentrionalis*, *Erysimum pallassii*, *Myosotis asiatica*, *Rumex graminifolius*, *Plantago canescens* ssp. *jurtzevii*, *Astragalus alpinus*, *Arenaria tschuktschorum*, *Antennaria friesiana* (покрытие разнотравьем в сумме до 40%). Из мхов встречается *Rhytidium rugosum*. Общее покрытие растениями в участках криофитно-степных группировок — 75—95%. Степень задернения выше в тех сообществах, которые приурочены к склонам прибрежных оврагов, а во внутренних частях острова есть склоны с участками, частично лишенными растительности (результат роющей деятельности суслика Парри). Иногда степные виды выходят за пределы своих обычных местообитаний, например на более пологие части склонов южной экспозиции, и примешиваются здесь к сообществам из *Dryas punctata*.

Для растительного покрова о. Большой Роутан характерно его комплексное сложение. Основными элементами поверхности, к которым приурочены комплексы растительности, являются полигонально-валиковые системы, бугорковато-ложбинные, гривково-ложбинные системы на склонах котловин различной экспозиции, склоны котловин, достаточно протяженные (и, кроме того, обладающие радиально-симметричной структурой), чтобы на них могли формироваться микропоясные ряды.

Поверхности плато острова, близкие к горизонтальным (т. е. с уклоном не более 1—3°) заняты сочетаниями тундровых сообществ и сообществ термокарстовых просадок. Тундровые сообщества представлены в данном случае чаще всего кочкарнопушицевой ассоциацией, приуроченной к обширным полигонам до 15—20 м в диаметре, обычно неправильной формы и слегка выпуклым. Такой тип сочетаний отличается тем, что полигоны с кочкарником и мочажины между такими полигонами чередуются систематически, а термокарстовые просадки разбросаны беспорядочно на фоне этого основного комплекса на расстоянии 10—50 м друг от друга.

На высокой поверхности острова наблюдаются комплексы растительности, приуроченные к неясно выраженным бугристым полигонам (без кочкарника), разбитым ложбинками на более мелкие отдельности (до 1—1.5 м в диам.). На таких отдельностях растут *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*. Ложбины между полигонами хорошо выделяются благодаря наличию обильных зарослей *Carex stans* и *Eriophorum scheuchzeri*, а в условиях лучшего дренажа — и *Salix glauca*.

Для нерасчлененной части плато характерен болотно-тундровый комплекс; отмечен он чаще на окраинных частях плато. Там, где валики возвышаются над центральной углубленной частью на 0.5 м и более, наблюдаются различия почв под злаково-ивняковыми сообществами днища центральной части полигона (здесь переувлажнение) и под кустарничковыми сообществами валика (здесь лучший дренаж). Различна и глубина залегания мерзлоты: 16 августа кровля мерзлоты была на глубине 74, а в углублении — 43 см. Почва в углублении полигонов характеризуется хорошо гумусированными горизонтами верхней части профиля, довольно быстрым переходом по глубине к супесчаному механическому составу, мелкими торфяными пятнами по всему профилю, глубокими затеками и клиньями органического вещества. На валике же встречается только рыхлый песок, полностью отсутствует более мелкая фракция, процессы почвообразования проявляются лишь в слабом изменении окраски песка — от желто-серого до шоколадно-коричневого.

Сходная картина распределения почв наблюдается и на элементах поли-

гонально-валикового рельефа высокой морской террасы. Здесь глубина протаивания мерзлоты 17 августа — 50 см в центре полигона и 67 — на валике. В углублении полигона в почве имеются торфяные прослойки, а на валике — песок без торфяных прослоек, но на глубине от 45 до 57 см наблюдается слой гиттии. Это может указывать на генетическую связь между различными частями комплекса: территория, представленная в настоящее время валиком, была в начале полигонального цикла дренирована хуже и в это время на первичной поверхности происходили слабые процессы торфообразования, затем проявили активность образовавшиеся под воздействием морозобойного растрескивания ледяные клинья, произошло выпирание краевых частей полигонов — валиков и они оказались в условиях лучшего дренажа, чем центральные части полигонов. Соответственно произошла и дифференциация растительности.

Наиболее расчленена в геоморфологическом отношении средняя часть острова, которая в то же время наиболее приподнята. Такому расчленению соответствует и высокая гетерогенность растительного покрова, выраженная в наличии как микро-, так и мезокомбинаций растительности. В этой части острова в результате интенсивной термокарстовой переработки поверхности образовались термокарстовые котловины, протоки, долины, гряды и пр. Следствием термокарстового расчленения первичной поверхности острова является проявление различных форм морозобойной активности и неравномерное протаивание мерзлоты. При этом возникают эродированные поверхности, различные типы полигональных комплексов, бугры-байджарахи, плоские бугорки и пр.

На выположенных частях склонов южной и юго-западной экспозиций находятся мозаичные сообщества с багульниково-ерничково-вороничной растительностью на плоских бугорках и моховой синузией (*Rhytidium rugosum*) в ложбинках. Иногда эти мозаичные сообщества граничат с пушицевым кочкарником, который располагается гипсометрически ниже, или с болотными комплексами на элементах полигонально-валикового рельефа.

На склонах котловин южной экспозиции крутизной 25—30° отмечены сочетания тундровых сообществ с *Dryas punctata*, *Empetrum subholarcticum* и *Salix sphenophylla* с очень небольшими по размеру пятнами степных сообществ с доминированием *Carex obtusata*. Участки со следами особенно интенсивной деятельности суслика Парри зарастают *Arenaria tschuktschorum*. Если проследить расположение фрагментов этих степных сообществ поперек склона, то никакого закономерного чередования их здесь заметить не удается. Тундровые сообщества часто граничат с тундрово-степными, а поскольку они, по-видимому, связаны генетически (Юрцев, 1974), то их можно объединить в одну микрокомбинацию. В почвенном профиле между отдельными элементами этого комплекса различия наблюдаются в основном в количестве дресвы и дресвяных прослоев: последних чуть больше под участками со степными группировками. Кроме того, под тундровыми сообществами выражены затеки гумусового вещества. Наличие дресвы в почвенном профиле указывает на очень динамичный режим склонов и на участие делювиальных процессов в формировании почв.

На эродированных поверхностях склонов южной экспозиции отмечены сочетания дриадовых сообществ и злаковых, ивнячковых и вороничных группировок. Обычно они занимают полосы шириной 60—70 м вдоль по склону, в рельефе это часто отдельные крупные песчаные глыбы и блоки, вымытые из основной поверхности острова. *Dryas punctata* представлена здесь с различным покрытием (от 15 до 60%) и образует плотные, чуть приподнятые над эродированной поверхностью пятна-дернины. Разделены такие отдельности узкими песчаными ложбинками, чаще всего занятыми лишайниками *Alectoria nigricans* и *Ochrolechia frigida*. Злаки в составе таких группировок могут образовывать более или менее обособленные группы (*Koeleria asiatica*, *Arctagrostis latifolia*, *Alopecurus alpinus*, *Hierochloë alpina*, *Calamagrostis holmii*, *Poa arctica*, *Bromus pumpellianus*, *Puccinellia tenella*, *Festuca lenensis*). Очень характерными являются группировки из *Salix sphenophylla* (с небольшим проективным покрытием) и *Empetrum subholarcticum*. Эти виды не формируют отдельных плотных дернин, как *Dryas punctata*. Имеются различия в почвенном профиле под дриадой и остальными растениями. Под куртинами дриады почти всегда находится более темноокрашенный горизонт — до фиолетового, состоящий из мертвых

частей дриады и пронизанный живыми корешками. Вниз по профилю происходит постепенное осветление песка. Под группами *Salix sphenophylla* и *Empetrum subholarcticum* темноокрашенного горизонта практически нет и весь профиль состоит из монотонного по цвету песка и супеси. Куртины дриады хорошо скреплены корнями. Когда в результате сноса окружающая поверхность песка постепенно понижается, верхние части корней дриады освобождаются от песка и в этом случае можно наблюдать их переплетение.

Склоны острова северной экспозиции также довольно неоднородны по растительному покрову. Такой неоднородности способствует гривково-ложбинный микрорельеф склонов. В одном месте имеется байджараховый рельеф; здесь растительность представлена комплексом сообществ нивального разнотравья (*Oxyria digyna*, *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*) в ложбинах и кустарничковыми и злаковыми группировками байджарахов.

На некоторых склонах северной экспозиции можно наблюдать развитие микропоясных рядов, составленных полосами длиной в несколько десятков метров, проходящими поперек склона. Такое небольшое протяжение полос объясняется тем, что они прерываются грядами или ложбинами, идущими вдоль склона. Для склонов северной экспозиции характерен следующий ряд: полоса с *Cassiope tetragona*, *Betula exilis* и *Ledum decumbens* в верхней части склона, злаково-ивковая полоса (*Salix polaris*) в средней части, кустарниковая с *Salix pulchra* в нижней части склона. Здесь же, в нижней части склона, возможно присутствие элементов нивального разнотравья (в их числе *Oxyria digyna*, а также *Rumex arcticus* и *Ranunculus nivalis*). Еще ниже при наличии довольно выположенной поверхности этот ряд сменяется ерничково-багульниковым или кочкарнопушицевым сообществами.

В целом микропоясное распределение растительности не очень характерно для острова, поскольку склоны здесь довольно короткие, интенсивно расчленены и поэтому не наблюдается пологих концентрических структур. Вышеуказанный ряд склонов северной экспозиции соседствует с гривково-ложбинным комплексом, где на гривках представлены варианты ерничково-багульниковой ассоциации, а в ложбинах — *Salix pulchra* и разнотравье (*Saxifraga nelsoniana*, *Anemone sibirica*). Ложбины северного склона тем глубже, чем склон более пологий (на склонах южной экспозиции такое правильное чередование ложбин и гряд не наблюдается).

В центральной части острова на пологих склонах южной экспозиции дриадовые сообщества сочетаются с куртинно-кустарничковыми группировками со злаками и разнотравьем (*Salix sphenophylla*, *S. nummularia*, *Thymus oxyodontus*, *Puccinellia tenella*, *Poa malacantha*, *Equisetum arvense*, *Rumex graminifolius*, *Sanguisorba officinalis*, *Armeria arctica*) и ерничково-багульниково-вороничными сообществами. Здесь отмечены небольшие песчаные террасы и их более крутые, чем основная поверхность, склоны, ложбины стока, иногда широкие и плоские, с песчаным днищем. Дриадовые сообщества приурочены к верхней части склонов, в средней их части располагаются кустарничковые и злаковые группировки, в нижней, особенно под уступами террас — ерничково-воронично-багульниковые. Таким склонам свойственна неупорядоченная структура, что можно объяснить тем, что мерзлота имеет здесь большую глубину залегания, ледяные клинья уже вытаяли и решающее влияние на формирование поверхности оказывают делювиальные процессы.

В южной и юго-западной частях острова основная поверхность имеет уклон 2—4° на юг и юго-запад и расчленена в основном широкими ложбинами глубиной 3—7 м. Для этой части острова характерны комплексы ивнячково-ерничково-злаковых (*Salix sphenophylla*, *Betula exilis*, *Hierochloë alpina*, *Alopecurus alpinus*) сообществ и фрагментов ивняково-моховых сообществ в ложбинках (*Salix pulchra*, *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum hyperboreum*). Здесь же представлены сочетания плоскобугристо-ложбинные из ивнячково-ерничково-багульниковых, ивовых (*Salix pulchra*) сообществ и сообществ водной растительности термокарстовых просадок. Озерно-болотные комплексы на днищах низин занимают иногда довольно обширные площади.

На илистых слабозасоленных равнинах на плоских поверхностях маршей развиваются сообщества из *Puccinellia phryganodes*, *Carex subspathacea*, *Den-*

dranthema hultenii, а на слабо приподнятых песчаных откосах и бугорках — из *Leymus villosissimus*, *Saussurea nuda*.

На высокой морской террасе северо-восточной части острова на участках незакрепленных песков развит комплекс ивнячково-вороничного сообщества и сообщества с *Leymus villosissimus*. На склонах оврагов, выходящих к проливу Певек, отмечены сочетания степных, тундрово-степных и тундровых (ивнячковых) сообществ, а на склонах оврагов противоположного берега — разнотравные группировки с *Myosotis asiatica* и ивняки.

В результате обследования растительного покрова составлена карта растительности острова, на которой отражены участки как с относительно гомогенной растительностью, представленной теми или иными ассоциациями, так и участки с неоднородной растительностью разного ранга (комплексы, сочетания).

На основе анализа 138 описаний были определены показатели активности видов (Юрцев, 1968). Активность видов определялась путем суммирования произведений значений проективного покрытия вида на число описаний, в которых вид имеет одинаковое значение покрытия (Катенин, 1974). В результате получена следующая последовательность видов в порядке убывания степени активности: *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Salix sphenophylla*, *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex stans*, *Arctous alpina*, *Dryas punctata*, *Calamagrostis holmii*. Наиболее активные из перечисленных видов относятся к видам с гипоарктическим типом ареала.

По характеру растительности о. Большой Роутан относится к средней полосе подобласти субарктических тундр (Александрова, 1979) или, что то же, к южному варианту подзоны северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973). Об этом свидетельствует очень маленькая площадь, занятая зарослями гипоарктических кустарников, и весьма малый рост *Betula exilis* (не более 20—25 см); при широком распространении на острове она растет только вместе с кустарничками и травами. Что касается положения острова в системе провинциального деления, то он относится к Чукотской подпровинции Чукотско-Аляскинской геоботанической провинции (по делению Александровой, 1979), а во флористическом отношении лежит в пределах «Большой Берингии» (по Юрцеву, 1974), что подтверждается характером ареалов видов острова (значительная часть его видов — амфиберингийские), и принадлежит Западно-Чукотскому округу Континентально-Чукотской подпровинции Чукотской флористической провинции (Юрцев и др., 1979).

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. Л., Наука. — Александрова В. Д. (1979). Проект классификации растительности Арктики. Бот. ж., 64, 12. — Вейнбергс И. Г., Вощилко М. Е., Стелле В. Я., Савваитов А. С., Розенблатс М. А., Коваленко Ф. Я., Векслер В. С. (1976). Спорово-пыльцевые комплексы позднечетвертичных отложений и изменение климата и растительности района Чаунской губы. В кн.: Палинология в континентальных и морских геологических исследованиях. Рига, Зинатне. — Катенин А. Е. (1974). Геоботанические исследования на Чукотке. I. Растительность среднего течения реки Амгуэмы. Бот. ж., 59, 11. — Томирдиаро С. В. (1980). Лёссово-ледовая формация Восточной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене. М., Наука. — Шило Н. А., Томирдиаро С. В. (1981). Палеогеография и абсолютная геохронология позднего плейстоцена на северо-востоке Сибири. Изв. АН СССР, сер. геогр., 3. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Л., Наука. — Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., Наука. — Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. (1979). Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. I, II. Бюл. МОИП, 84, 5, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 VI 1982.

SUMMARY

The vegetational cover of the Big Rotan island is described. The tundra vegetation of sandy soils has been studied.

УДК 581.132

К. Ф. Старостина

ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА БОРЕАЛЬНЫХ КУСТАРНИЧКОВ И ТРАВ В ЕЛЬНИКЕ КИСЛИЧНО-ЩИТОВНИКОВОМ

K. F. STAROSTINA. THE PECULIARITIES OF PHOTOSYNTHESIS IN BOREAL UNDERSHRUBS AND HERBS OF PICEETUM OXALIDO-DRYOPTERIDOSUM

Рассматриваются отдельные стороны фотосинтеза популяций доминирующих видов бореальных кустарничков и трав в естественных условиях фитосреды ельника кислично-щитовникового. Дается анализ дневной и сезонной динамики фотосинтеза, его дневной продуктивности; сопоставляются важнейшие факторы ассимиляции в условиях елового леса.

Исследование фотосинтеза кустарничков и трав еловых сообществ представляет интерес в связи с причинным анализом еловых экосистем и полной неизученностью фотосинтеза таежных кустарничков и трав с точки зрения синэкологии. Между тем именно фотосинтез — этот важнейший процесс жизнедеятельности растений — можно рассматривать в качестве одного из основных показателей при оценке факторов, определяющих видовой состав, строение и характер отношений между растениями в фитоценозе.

Литературные сведения по фотосинтезу таежных кустарничков и трав весьма немногочисленны. Для нас представляют интерес исследования Г. Люндегорда и Н. Иогансена, поскольку полученные ими световые кривые фотосинтеза кислицы и папоротника австрийского вошли впоследствии во многие монографии и учебные пособия по экологии растений в качестве типичных кривых, характеризующих фотосинтетические свойства теневыносливых растений (Lundegardh, 1921, 1957; Johansson, 1926; Шенников, 1950; Walter, 1960). Люндегорд довольно детально изучил зависимость интенсивности фотосинтеза кислицы от концентрации углекислоты (Lundegardh, 1924, цит. по: Lundegardh, 1957).

В настоящее время достаточно подробно изучены особенности фотосинтеза травянистых растений нижних ярусов широколиственных и смешанно-широколиственных лесов. В дубравах эти растения характеризуются крайне неравномерной интенсивностью фотосинтеза на протяжении вегетационного периода: высоким кратковременным подъемом весной и в начале лета, в период благоприятного сочетания факторов ассимиляции, и дальнейшей глубокой депрессией фотосинтеза в результате сильного затенения после развертывания листвы, чрезмерного подъема температуры и ухудшения водоснабжения (Малкина, 1966; Горышина, 1969, 1971; Митина, 1969). Подобные закономерности отмечались и для растений широколиственных лесов Западной Европы (Hesselman, 1904; Daxer, 1934; Люндегорд, 1937). В еловых лесах в отличие от широколиственных световой режим весной и летом меняется сравнительно мало, здесь практически отсутствует безлистная «светлая» фаза, так как эдифицирующая ель является породой вечнозеленой. Небольшая примесь осины и березы, разумеется, способствует некоторому увеличению затенения после развертывания листвы, но смена режима освещенности в еловом лесу не столь значительна, как в дубравах. Следует ожидать поэтому, что механизмы приспособления фотосинтетического аппарата бореальных кустарничков и трав к условиям фитосреды, и в частности к режиму радиации в ельниках, иные, чем у травянистых растений широколиственных лесов.

Ниже анализируются отдельные аспекты фотосинтеза доминирующих популяций кустарничков и трав в сравнительно продуктивных сообществах ельника кислично-щитовникового.[1]

Материал и методика

Интенсивность видимого фотосинтеза определялась на установке OA5501 с разрешающей способностью по CO_2 до 0.0001% (Катрушенко, 1976). Последнее обстоятельство весьма существенно из-за низкой интенсивности фотосинтеза у изучаемых растений (Larcher, 1969). Ассимиляцию углекислоты изучали на интактных побегах (*Vaccinium myrtillus* L.) или целых особях (*Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Trientalis europaea* L.) непосредственно на месте их произрастания в естественных условиях фитосреды елового леса, и лишь сравнительно небольшая часть работы была выполнена на отрезанных листьях в лесной лаборатории. Освещенность измеряли люксметром Ю16, фотоэлемент которого был снабжен светонепроницаемой шторкой с дистанционным управлением. Шторка открывалась лишь в момент измерения освещенности, что позволило избегать светоутомления фотоэлемента и как следствие этого занижения показаний люксметра при облучении фотоэлемента в зоне солнечных бликов. Температуру листьев в камере определяли микроэлектротермометром АФНИИ.

Результаты исследований и обсуждение

Дневной ход фотосинтеза бореальных кустарничков и трав характеризуется отсутствием полуденной депрессии, кривые фотосинтеза имеют пилообразную форму, ярко выраженную в ясные безоблачные дни и при переменной облачности и более сглаженную в пасмурную погоду (рис. 1—2). Наиболее активно процесс ассимиляции осуществляется в полуденные и предполуденные часы, когда интенсивность фотосинтеза составляет в среднем 3.5—4.5 мг $CO_2/дм^2 \cdot ч$ (в дальнейшем изложении эта единица измерения для краткости будет обозначаться мг), однако даже в эти сроки положительный газообмен ниже величин, наблюдаемых при световом насыщении фотосинтеза у этих растений (рис. 3). Лишь в очень краткие периоды в области ярких и достаточно устойчивых солнечных бликов интенсивность фотосинтеза достигает предельно высоких величин у данных видов растений (рис. 2). Все это свидетельствует о том, что мощное фитоценотическое влияние древостоя ели, а зачастую и отдельных синузий нижних ярусов значительно ограничивает фотосинтез кустарничков и трав. Действительно, в естественных условиях фитосреды елового леса бореальные кустарнички и травы характеризуются довольно низкой интенсивностью фотосинтеза. Среднечасовая величина в течение дня (с 10 до 18 ч) составляет от 2.4 до 2.9 мг, а в расчете на отдельную особь эта величина соответствует 0.59 мг у майника, 0.66 мг у седмичника и только 0.32 мг у кислицы из-за ее небольших размеров, которые определяются биоморфологическими особенностями (табл. 1). Дневная продуктивность колеблется у популяций разных видов от 19 до 24 мг в расчете на 1 $дм^2$ поверхности, а на отдельную особь — от 2.5 до 5.3 мг.

У бореальных кустарничков и трав дневной фотосинтез осуществляется с неодинаковой интенсивностью даже в течение небольших отрезков времени, что обусловлено весьма подвижным режимом факторов экологической среды. Как следует из рис. 2, кривая фотосинтеза имеет достаточно тесную связь с кривой освещенности, а в предполуденные и полуденные часы — также с температурной кривой, однако после 15 ч, несмотря на повышение температуры, фотосинтез постепенно снижается в соответствии с ослаблением солнечной радиации.

---

[1] Настоящая работа проводилась в рамках комплексного изучения сообществ еловых лесов, осуществляемого Лабораторией экспериментальной фитоценологии БИНа АН СССР в южнотаежных ельниках Центрально-лесного государственного заповедника (Калининская обл.).

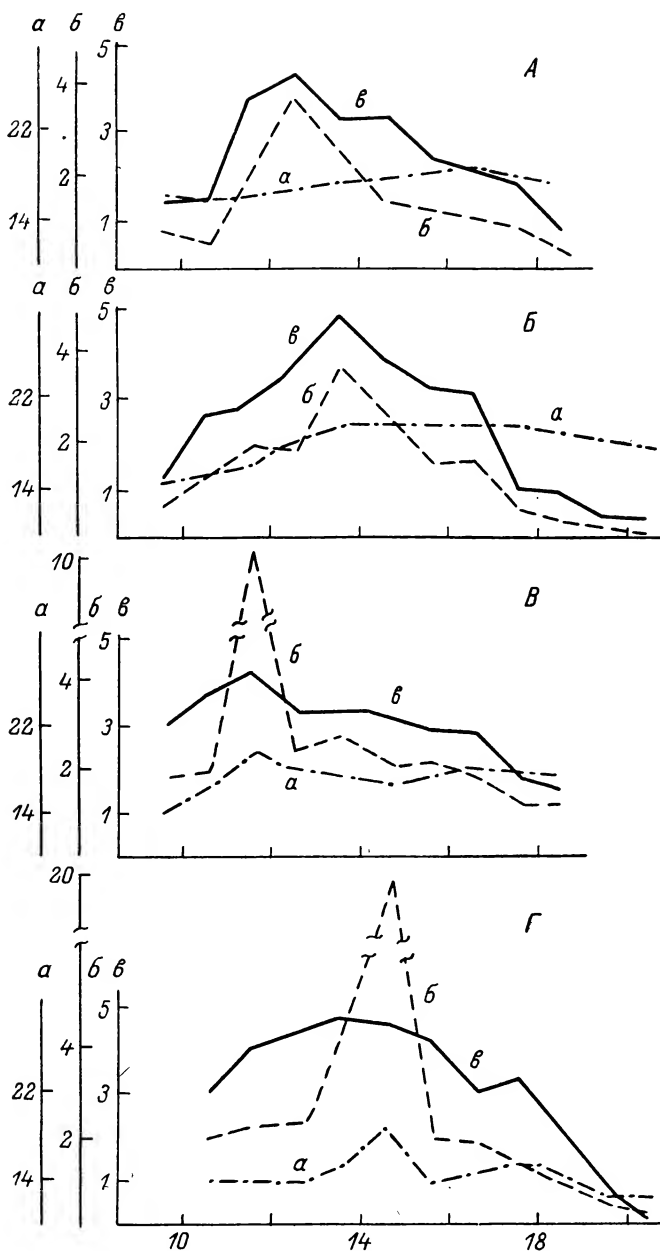


Рис. 1. Дневной ход фотосинтеза бореальных кустарничков и трав.

А — *Vaccinium myrtillus*, *Б* — *Oxalis acetosella*, *В* — *Maianthemum bifolium*, *Г* — *Trientalis europaea*. *По оси абсцисс* — время (ч); *по осям ординат*: *а* — температура, °С; *б* — освещенность, тыс. лк; *в* — фотосинтез, мг CO_2/дм^2·ч.

Дневной ход фотосинтеза в условиях елового леса у бореальных кустарничков и трав в целом довольно сходен; интенсивность фотосинтеза контролируется подвижным комплексом факторов экологической среды, трансформированным фитоценозом, и в большой степени зависит от погоды. Сопоставление важнейших факторов ассимиляции (света, температуры и концентрации углекислоты) у кустарничков и трав обнаружило наиболее тесную связь интенсивности фотосинтеза с динамикой освещенности под пологом елового леса.

Для процесса CO_2 газообмена большое значение имеет концентрация углекислоты в воздухе, так как в естественной обстановке наблюдается почти прямая зависимость между этими величинами (Люндегорд, 1937). Однако из-за того, что концентрация углекислоты в приземном слое воздуха, где сосредоточены

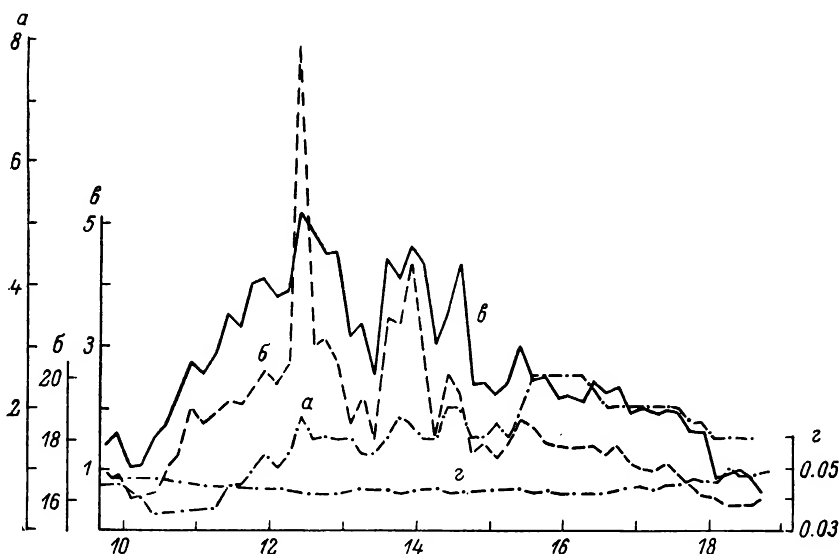


Рис. 2. Дневной ход фотосинтеза *Vaccinium myrtillus*.

На осях ординат: г — концентрация углекислоты; проценты; остальные обозначения те же, что на рис 1.

травы и кустарнички, в течение светлой части суток имеет небольшие пределы колебаний, в целом изменение фотосинтеза за счет варьирования содержания углекислоты оказывается весьма незначительным (рис. 2). К тому же существуют данные о том, что только при достаточно высокой освещенности интенсивность фотосинтеза в сильной степени зависит от концентрации углекислоты (Lundegardh, 1957), в то время как в ельнике кислично-щитовниковом, где проводились исследования, на уровне травяно-кустарничкового яруса, исключая кратковременные солнечные блики, освещенность оказывается низкой и составляет всего 6% от освещенности открытого места.

Такой важный фактор ассимиляции, как температура, для трав и кустарничков в южнотаежных ельниках имеет большое значение чаще всего в начале и конце вегетации, когда ею в основном определяется ассимиляционная деятельность этих растений. В остальные сроки, когда устанавливается достаточно стабильная температура воздуха, лишь ее резкие колебания могут существенно повлиять на процесс фотосинтеза. Фотосинтетический аппарат таежных растений приспособлен к довольно умеренной температуре, в результате чего максимальная величина фотосинтеза отмечалась обычно в интервале 15—18 °C.

Что касается обеспеченности влагой, то в сомкнутых еловых сообществах эдифицирующая синузия, снижая инсоляцию и предотвращая чрезмерную

ТАБЛИЦА 1

Некоторые показатели фотосинтеза кустарничков и трав бореального флористического комплекса в еловом лесу

Вид	Листовая поверхность отдельной особи, дм²	Интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/ч на		Дневная продуктивность, мг CO_2 на		Уровень плато светового насыщения, мг CO_2/дм²·ч	Световое насыщение фотосинтеза, тыс. лк
		отдельную особь	дм²	отдельную особь	дм²		
Vaccinium myrtillus	—	—	2.4	—	18.9	5.70	10—12
Oxalis acetosella	0.11	0.32	2.8	2.55	22.5	5.75	6
Maianthemum bifolium	0.23	0.59	2.6	4.72	20.7	5.75	10
Trientalis europaea	0.22	0.66	2.9	5.30	23.7	5.50	5—6

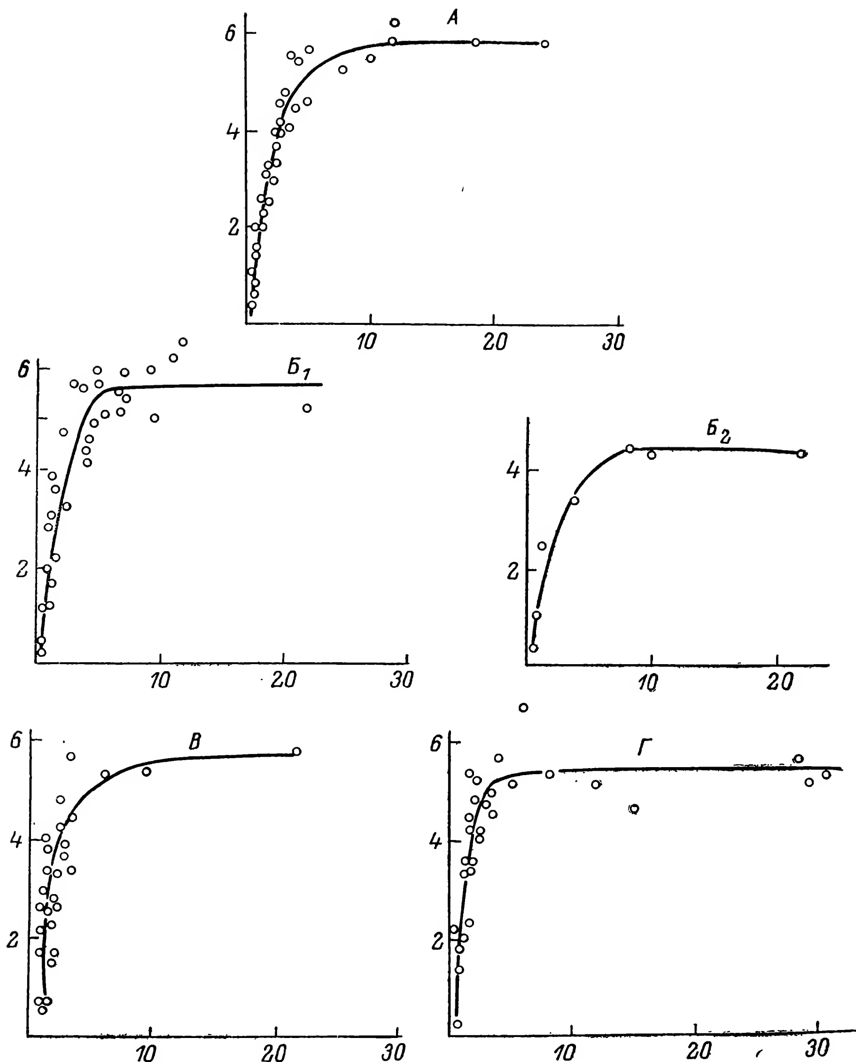


Рис. 3. Световые кривые фотосинтеза бореальных трав и кустарничков.

А — *Vaccinium myrtillus*, $Б_1$ — *Oxalis acetosella* (в обычный по влагообеспеченности период), $Б_2$ — *O. acetosella* (в засушливый период), *В* — *Maianthemum bifolium*, *Г* — *Trientalis europaea*. *По оси абсцисс* — освещенность, тыс. лк, *по оси ординат* — фотосинтез, мг CO_2/дм^2·ч.

транспирацию растений нижних ярусов, создает достаточно высокую влажность воздуха под пологом леса. Критические ситуации во влагообеспеченности, которые в целом редки для южнотаежной подзоны, под пологом елового леса менее ощутимы и продолжительны по сравнению с менее сомкнутыми типами леса и фитоценозами открытых мест. И все же в один из таких жестких периодов (июнь 1979 г.), когда в течение месяца при высокой дневной температуре воздуха не выпадало осадков, уровень плато фотосинтеза кислицы снизился на 20% по сравнению с величиной фотосинтеза в обычный по влагообеспеченности период (рис. 3, *Б*).

Световые кривые фотосинтеза бореальных кустарничков и трав (рис. 3) являются типичными кривыми, характерными для теневыносливых растений со всеми присущими для них чертами (Любименко, 1906; Lundegardh, 1921, 1957; Цельникер, 1968). Несмотря на то что форма световых кривых является одной из важнейших характеристик фотосинтетического аппарата растений, необходимо учитывать изменчивость этих кривых в зависимости от состояния отдельных факторов среды, возраста листьев, сезонных явлений, времени суток (Рабинович, 1953; Чмора, 1966; Вознесенский, 1977; Цельникер, 1978).

Так, например, в течение дня может происходить изменение кардинальных точек световой кривой, поэтому световые кривые снимались в первую половину дня, когда фотосинтетический аппарат растений находился в состоянии наибольшей работоспособности.

У всех популяций кустарничков и трав световые кривые рассматриваются в сезонной динамике, а их сравнительная характеристика дается для периода наиболее активного фотосинтеза, который для подавляющего числа видов совпадает с разгаром вегетации. Световые кривые бореальных кустарничков и трав характеризуются низким компенсационным пунктом, наступающим при 200—300 лк, и достаточно высоким фотосинтезом в области низкой освещенности, что приводит к большому углу наклона восходящей части кривой. Способность осуществлять достаточно высокий фотосинтез при низком уровне освещенности является, по всей вероятности, одним из приспособительных признаков ассимиляционного аппарата бореальных растений к низкому радиационному режиму елового леса. Уровень плато фотосинтеза при световом насыщении у этих растений имеет очень близкие значения и отличается лишь десятыми долями миллиграмма у популяций разных видов (5.50—5.75 мг, табл. 1). Световое насыщение фотосинтеза несколько различается у разных видов растений (5—12 тыс. лк). Как следует из табл. 1, световое насыщение в разгар вегетационного периода у кислицы наступает в среднем при освещенности 6 тыс. лк, у черники — при 12 тыс. Учитывая уровень светового насыщения фотосинтеза, а также ряд других признаков, по-видимому, можно говорить о несколько различающейся потребности бореальных кустарничков и трав в лучистой энергии. По степени увеличения теневыносливости их можно расположить в следующий ряд: черника, майник, седмичник, кислица. Все это оказывается весьма существенным в условиях низкой освещенности и при значительной горизонтальной неравномерности распределения ФАР внутри сообществ еловых лесов, так как даже небольшие различия в теневыносливости растений могут иметь решающее значение в распределении их по световым экологическим нишам и синузиальным микрогруппировкам нижних ярусов.

Вместе с тем такие показатели световой кривой, как уровень плато и световое насыщение, значительно изменяются у исследованных растений в течение вегетационного периода (табл. 2). Последнее вызвано как сезонными явлениями, так и онтогенетическими изменениями ассимилирующих органов. Например,

ТАБЛИЦА 2

Сезонные изменения уровня плато (мг CO_2/дм^2·ч) и светового насыщения (тыс. лк) фотосинтеза бореальных видов кустарничков и трав

Месяц	Декада	*Oxalis acetosella*		*Trientalis europaea*		*Maianthemum bifolium*		*Vaccinium myrtillus*	
		уровень плато	световое насыщение	уровень плато	световое насыщение	уровень плато	световое насыщение	уровень плато	световое насыщение
Апрель	II	1.1 (листья прошлого года)	3—4						
Май	I	1.2 (молодые листья)	3—4						
	II					2.6	5—6	3.0	8
	III	4.5	6	0.95	2—3	3.6	10—12	5.0	9—10
Июнь	I			1.75	3—4				
	II			4.30	4	6.0	9		
	III	5.7	6	5.50	5—6			5.7	12
Июль	I			4.00	5—6				
	II	5.7	6	2.20	4—5	5.8	9—10	5.7	10—12
	III			1.50	3—4	5.3	12		
Август	I					3.5	12		
	II	5.7	6			2.7	9—10	5.7	10
	III							2.8	8
Сентябрь	II	3.0	4						
	III							0.9	4
Октябрь	III	1.4	3						

у черники в конце первой—начале второй декады мая молодые листья характеризуются сравнительно небольшой интенсивностью фотосинтеза (3 мг), к концу третьей декады мая фотосинтез возрастает до 5 мг и затем на протяжении 2.5—3 месяцев наблюдается постоянная величина — 5.7 мг. В конце августа фотосинтез черники снижается из-за старения листьев и изменения экологических факторов среды. Во второй половине сентября эти процессы усиливаются, что влечет за собой резкое сокращение фотосинтеза черники, а затем полное разрушение ее ассимилирующих органов. Световое насыщение черники также претерпевает некоторые колебания на протяжении вегетационного периода. В начале и конце сезона вегетации световое насыщение ниже (8 тыс. лк), в июне, в период наибольшей продолжительности дня, оно возрастает до максимальной величины (12 тыс. лк) и затем в конце сентября снижается до 4 тыс. лк. Нетрудно заметить, что сезонные изменения светового насыщения фотосинтеза проявляют определенную связь с длительностью светового дня и с величиной среднедневной освещенности.

Сезонная динамика световых кривых у кислицы весьма сходна с таковой у черники. Однако в отличие от многих других представителей таежного мелкотравья кислица имеет несколько генераций листьев, которые развертываются непрерывно на протяжении вегетационного сезона. Формирование структуры листа кислицы осуществляется в течение 21—24 дней, и в последующие 3—4 недели листья имеют довольно постоянные характеристики фотосинтеза (Старостина, 1981). Визуально они различаются по густоте окраски, жилкованию и общему рисунку. Поэтому для устранения погрешностей, которые могли быть обусловлены онтогенетическими особенностями листьев, в работе были использованы уже сформировавшиеся, примерно одновозрастные листья кислицы с более или менее стабильными характеристиками фотосинтеза.

Другая отличительная особенность кислицы состоит в том, что ее осенние листья последних генераций, как правило, перезимовывают и начинают функционировать довольно рано, сразу же после снеготаяния, обычно во 2—3-й декадах апреля, в то время как молодые листья текущего года появляются в первой декаде мая. Световые кривые кислицы на протяжении вегетационного периода также претерпевают значительные изменения. Это в первую очередь затрагивает уровень плато и световое насыщение фотосинтеза. Весной, в апреле и начале мая, и в осенний период, в сентябре—октябре, интенсивность фотосинтеза невелика (1—3 мг); световое насыщение наступает при более низких значениях освещенности (3—4 тыс. лк, табл. 2). В самом конце мая и в течение лета сформировавшиеся листья кислицы имеют достаточно устойчивые величины плато фотосинтеза (5.75 мг), которые достигаются обычно при световом насыщении в 6 тыс. лк. Как видно из приведенной табл. 2 и рис. 4, перезимовавшие листья прошлого года, только что вышедшие из-под снега, характеризуются такой же пониженной интенсивностью фотосинтеза, как и молодые листья текущего года.

Майник и седмичник в отличие от черники и кислицы имеют укороченный цикл развития, поэтому стабильные наиболее высокие характеристики фотосинтеза относятся к более узкому промежутку времени. У майника этот период приходится на июнь и первую половину июля, а у седмичника — на июнь. В дальнейшем по мере старения листьев интенсивность фотосинтеза снижается, а к августу надземные органы этих растений исчезают из состава травостоя. Лишь в довольно прохладные с достаточной влагообеспеченностью почвы вегетационные периоды (как это наблюдалось в 1976 и 1980 гг.) надземные органы этих растений сохраняются до сентября, но имеют пониженную ассимиляционную способность. Однако следует заметить, что приведенный выше ход сезонных изменений фотосинтеза бореальных кустарничков и трав отражает лишь возможности ассимиляции этих растений при относительно благоприятном сочетании важнейших факторов среды. В природной обстановке елового леса, где интенсивность фотосинтеза обусловлена подвижным сложным сочетанием факторов фитосреды, ассимиляция углекислоты этими растениями значительно понижена.

Таким образом, рассмотренные бореальные виды растений по ритму сезонной динамики ассимиляционного процесса четко разделяются на две группы.

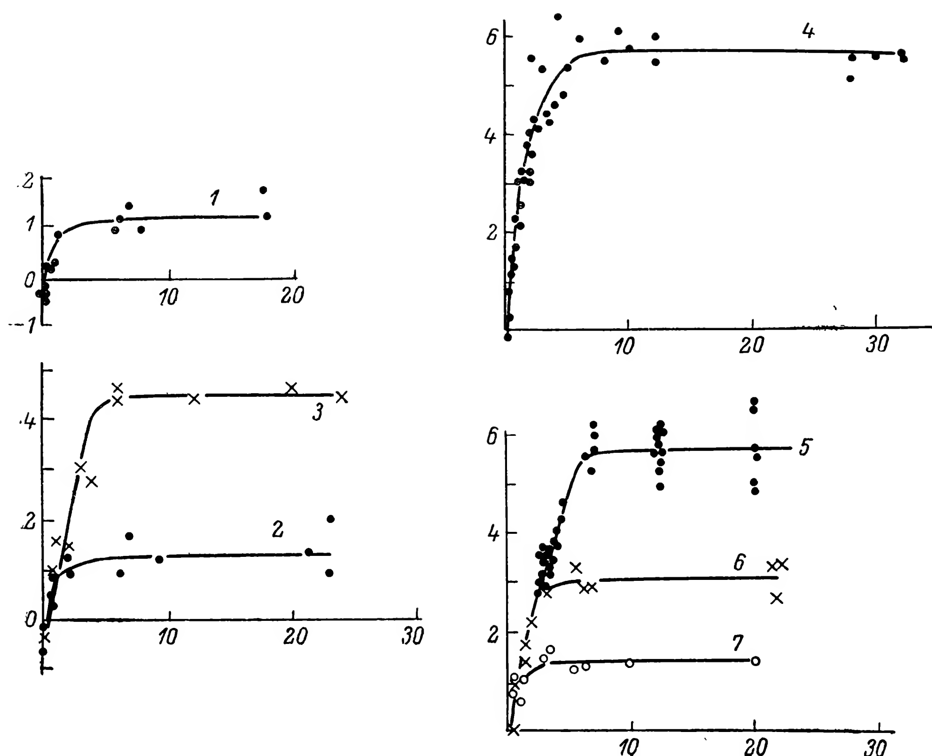


Рис. 4. Сезонные изменения световых кривых *Oxalis acetosella.*

1 — 12 апреля (перезимовавшие листья), *2* — 7 мая (молодые листья), *3* — 21 мая, *4* — 24 июня, *5* — 16 августа, *6* — 13 сентября, *7* — 25 октября. Обозначения те же, что на рис. 3.

С одной стороны, это растения длительновегетирующие со стабильными характеристиками фотосинтеза в течение двух с половиной-трех месяцев, к которым относятся черника и кислица. С другой стороны, представители группы видов с более укороченным циклом развития и менее длительным периодом высокого фотосинтеза, такие как майник и седмичник. Следует заметить, что в разные годы могут сдвигаться сроки начала, разгара и конца вегетационного периода, однако общие закономерности сохраняются. В течение сезона меняются не только интенсивность фотосинтеза, но и уровень светового насыщения. Повидимому, это ответная реакция растений на изменение экологических и фитоценотических условий среды елового леса, выработавшаяся в ходе их эволюции.

Ритм ассимиляционного процесса в течение вегетационного периода у кустарничков и трав елового леса коренным образом отличается от такового у растений широколиственных дубрав. В широколиственных лесах фотосинтетическая деятельность растений на протяжении сезона очень неравномерна. Период наиболее высокой интенсивности фотосинтеза приходится на начало вегетационного периода, что обусловлено наиболее благоприятным сочетанием факторов ассимиляции в это время и особенно высокой освещенностью. Напротив, в еловом лесу световой режим на протяжении вегетационного периода меняется сравнительно мало, что обусловливает совершенно определенный ритм ассимиляции, который характеризуется достаточно длительным и устойчивым фотосинтезом кустарничков и трав летом. Рассмотрение фотосинтеза растений бореального флористического комплекса показало, что их ассимиляционный аппарат приспосабливается к условиям фитосреды тех экосистем, в которых они живут.

Значительный интерес представляет анализ фотосинтетических реакций растений на совместное произрастание и взаимодействие друг с другом в различных синузиальных микрогруппировках нижних ярусов (Старостина, 1981). Например, кислица в кислично-щитовниковой синузии сводит положительный

углекислотный баланс и выживает лишь благодаря тому, что щитовник австрийский значительно раньше завершает вегетацию, а листья кислицы продолжают появляться до глубокой осени и со второй половины августа формируются при повышенной освещенности, приобретая новые функциональные свойства. В условиях низкой освещенности и значительной неравномерности распределения ФАР внутри сообществ даже небольшие различия в теневыносливости и ритмах сезонного развития растений обеспечивают бо́льшую возможность сосуществования отдельных видов друг с другом. В связи с этим рассмотренные выше данные могут быть использованы при анализе причин различной плотности и количественного обилия видовых популяций таежных видов в еловых фитоценозах с высокой флористической насыщенностью.

ЛИТЕРАТУРА

Вознесенский В. Л. (1977). Фотосинтез пустынных растений. Л., Наука. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л., Изд. ЛГУ. — Горышина Т. К. (1971). Сезонная динамика фотосинтеза и продуктивности у некоторых летневегетирующих растений лесостепной дубравы. Бот. ж., 56, 1. — Катрушенко И. В. (1976). Использование схемы электрического «подавления нуля» в установке ОА5501 для изучения CO_2-газообмена растений. В кн.: Биофизические методы и системные исследования в лесной биогеоценологии. Петрозаводск. — Любименко В. Н. (1906). Новые данные о чувствительности хлорофиллоносного аппарата светолюбивых и теневыносливых растений. Лесн. ж., 1. — Люндегорд Г. (1937). Влияние климата и почвы на жизнь растений. М., Сельхозгиз. — Малкина И. С. (1966). Об изменчивости световых кривых фотосинтеза *Carex pilosa* L. Бот. ж., 51, 10. — Митина М. Б. (1969). Об ассимиляционной деятельности доминантов сезонных синузий в снытевой дубраве лесостепной зоны. В кн.: Механизмы взаимодействия растений в биогеоценозах тайги. Л., Наука. — Рабинович Е. (1953). Фотосинтез, 2. М., ИЛ. — Старостина К. Ф. (1981). О зависимости фотосинтеза *Oxalis acetosella* L. от фитоценотических условий произрастания. Бот. ж., 66, 6. — Цельникер Ю. Л. (1968). Адаптация лесных растений к затенению. Бот. ж., 58, 10. — Цельникер Ю. Л. (1978). Физиологические основы теневыносливости древесных растений М., Наука. — Чмора С. Н. (1966). Световые кривые фотосинтеза в посеве кукурузы. В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., Наука. — Шенников А. П. (1950). Экология растений. М., Сов. наука. — Daxer H. (1934). Über die Assimilations-Ökologie Waldbodenflora. Wiss. Bot., 80, 1. — Hesselman H. (1904). Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Eine physiologisch-biologische pflanzengeographische Studie. Uppsala. — Johansson N. (1926). Ökologische Studien über den Gasaustausch einiger Landpflanzen. Svensk Bot. Tidsskr., 20, 2. — Larcher W. (1969). Physiological approaches to the measurement of photosynthesis in relation to dry matter production by trees. Photosynthetica, 3, 2. — Lündegardh H. (1921). Ecological studies in the assimilation of certain forest plants and shore-plants. Svensk Bot. Tidsskr., 15, 1.— Lundegardh H. (1957). Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena. — Walter H. (1960). Einführung in die Phytologie. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. 1. Standortslehre. Stuttgart.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VI 1982.

SUMMARY

The intensity of the factual photosynthesis in the boreal undershrubs and herbs in *Piceetum oxalidosum* ranges from 2.4 to 2.9 mg $CO_2/dm^2 \cdot$ hour. Daily course of photosynthesis is controlled by a variable complex of factors of ecological and phytocoenotical environment, the light intensity being the most significant factor. Boreal undershrubs and herbs differ in the degree of shade-endurance and the rhythm of seasonal dynamics of photosynthesis, that is of great importance for their distribution and association in the structural subdivisions of phytocoenosis. Unlike herbaceous plants of the broad-leaved forests, boreal undershrubs and herbs are characterised by the reasonably steady and regular course of photosynthesis during the vegetational season.

УДК 581.132 : 58.12 : 631.541.38

Т. К. Головко

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ СООТНОШЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ У ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

T. K. GOLOVKO. THE QUANTITATIVE RATIO OF PHOTOSYNTHESIS AND RESPIRATION IN HERBACEOUS PLANTS

Обзор работ о соотношении фотосинтеза и дыхания у травянистых видов. Рассмотрено влияние внешних и внутренних факторов на этот показатель. Описаны его изменения под действием температуры, водного дефицита, уровня минерального питания, концентрации CO_2 и освещенности, а также динамика в онтогенезе растения.

Среди аспектов проблемы продуктивности растений существенное значение имеет оценка количественного соотношения фотосинтеза и дыхания. Благоприятный баланс углерода является одним из критериев приспособленности растения к условиям местообитания, поэтому определения соотношения фотосинтеза и дыхания широко используются в эколого-физиологических исследованиях. Чаще всего они проводятся на листьях и дают представление о степени расходования новообразовавшихся продуктов ассимиляции при дыхании листьев растений. В оптимальных условиях интенсивность дыхания листьев, как правило, не превышает 5—15% от интенсивности фотосинтеза, но при действии неблагоприятных факторов это соотношение сильно меняется.

Для понимания продукционного процесса и жизнеспособности видов в тех или иных местообитаниях данных о газообмене одних листьев недостаточно. Новообразование биомассы растений (существенную долю которой составляют гетеротрофные ткани и органы) и поддержание ее физиологической активности сопровождаются затратами энергии и пластических веществ (см. обзор: Семихатова, 1980). В значительной степени они поставляются дыханием, в результате которого потребляется ассимилированный углерод. Вследствие этого только часть ассимилятов может быть использована на построение тела растения. Определение соотношения фотосинтеза и дыхания в жизненном цикле целого растения (или в отдельные периоды вегетации) позволяет оценить эту долю и тем самым выявить основные закономерности в продуцировании сухой биомассы.

В литературе уже накопилось немало данных по соотношению фотосинтеза и дыхания у целых растений. Этот показатель достаточно полно исследован у древесных видов (Kuroiwa, 1960; Tadaki, 1965; Stocker, 1969; Уткин, 1969; Малкина и др., 1970). Для травянистых растений предприняты лишь отдельные попытки такого анализа (Gaastra, 1963; Zelitch, 1971, 1975; Hughes, 1973; Головко, Семихатова, 1980).

Задачей настоящей работы было проанализировать данные по соотношению фотосинтеза и дыхания из доступной нам литературы, получить общее представление о величинах, характеризующих это соотношение у целых растений, и факторах, от которых оно зависит.

Соотношение фотосинтеза и дыхания у целых растений

Для количественной характеристики соотношения фотосинтеза и дыхания обычно определяют долю дыхательных затрат от фотосинтеза. В большей части рассмотренных работ авторы приводят величины, характеризующие долю

дыхательных затрат (за сутки и/или более длительный промежуток времени) от так называемого гроссфотосинтеза.[1] Поскольку интенсивность истинного фотосинтеза не может быть измерена прямыми методами (из-за сложности разделения фотосинтетического и дыхательного газообмена на свету), то гроссфотосинтез (Pg) обычно рассчитывают как сумму суточной продуктивности нетто-фотосинтеза (Pn) или прироста биомассы (ΔW) и дыхательных затрат (R). Отдельные авторы находят долю дыхательных затрат (обычно за ночные часы) от дневной продуктивности нетто-фотосинтеза.

Отношение R/Pg тесно связано с другими показателями, используемыми для анализа продукционного процесса растений. Поскольку эти связи расширяют информативность отношения R/Pg, имеет смысл разобрать наиболее важные из них. Так, для характеристики доли продуктов фотосинтеза, пошедших на накопление биомассы растений, применяют группу одинаковых по значению, но разных по названию показателей: коэффициент синтетической продуктивности (КСП) (Сухоруков, 1957) или коэффициент эффективности роста (КЭР) (Tanaka, 1972), а также экономический коэффициент продуктивности (ЭКП) (Лархер, 1978). Все они могут быть определены через соотношение

$$R/Pg = 1 - \text{КЭР} = 1 - \text{КСП} = 1/\text{ЭКП}.$$

Таким образом, зная отношение R/Pg, можно легко перейти к другим показателям, позволяющим проанализировать, как складывается баланс углерода у растений.

В таблице собраны имеющиеся в литературе сведения о величине отношения R/Pg у травянистых видов. Из выделенных групп растений сравнительно широко представлены пастбищные травы, в том числе бобовые. Бо́льшая часть данных получена в опытах с растениями, выращиваемыми в контролируемых условиях.

Как видно из таблицы, величина R/Pg варьирует от 10 до 80%. Свыше половины данных укладывается в пределы 30—60, причем наиболее многочисленным оказывается интервал 40—50%. Значительно меньше данных входит в интервалы 10—20 и 70—80%.

Дыхание роста и дыхание поддержания

Согласно современным представлениям, затраты дыхательного субстрата у целого растения складываются из затрат на дыхание роста и дыхание поддержания. Энергетические эквиваленты и метаболиты, образующиеся при дыхании завершивших рост частей растения, используются в основном на поддержание структурной и функциональной целостности этих частей. В растущих тканях и органах энергия и метаболиты наряду с использованием для поддержания уже образовавшихся структур потребляются в синтетических процессах, связанных с ростом.

Основываясь на результатах экспериментов с *Trifolium repens*, K. J. McCree (1970) предложил эмпирическое уравнение дыхания растения

$$R = kP + cW,$$

где R — затраты на дыхание, мг CO_2/сут, P — гроссфотосинтез, мг CO_2/сут; W — биомасса в эквивалентных количествах CO_2; k и c — коэффициенты дыхания роста и дыхания поддержания, равные соответственно 0.25 и 0.015.

Из этого уравнения следует, что дыхание роста пропорционально количеству ассимилированного углерода, а дыхание поддержания — биомассе растения. При превращении единицы ассимилятов (глюкозы) в биомассу по крайней мере 25% их затрачивается на дыхание.[2] Коэффициент дыхания поддержания, т. е. ежесуточные затраты ассимилятов на поддержание функцио-

---

[1] В немецкой литературе также брутто-продуктивность (см. Лархер, 1978).

[2] Эта величина в последующем неоднократно была подтверждена экспериментально (McCree, 1974; Ryle, Powell, 1974; Penning de Vries, 1975).

Величина отношения R/Pg у травянистых растений

Растения	R/Pg, %	Период, фаза роста	Условия роста	Литературный источник
		Злаки		
Oriza sativa	40	В течение вегетации	Поле	Cock, Yoshida, 1973
	47—68 [а]	Начало созревания	»	Tanaka et al., 1966
	40	Молодые растения	»	Tanaka, Yamaguchi, 1968
Triticum aestivum	48	В течение вегетации	Оранжерея	King, Evans, 1967
	35	Молодые растения	Поле, осенний, летний и весенний посевы	Sawada, 1970
	50		» »	»
	33	9—10 недель после посева	Поле	Osman, 1971
	60	11—13 недель после посева	»	»
	80	16—17 недель после посева	»	»
Zea mays				
гибрид Pa 83	22—26	10—30 дней после всходов	Климатическая камера	Heichel, 1971
гибрид Wf 9	26—33	» »	» »	»
Z. mays	20—30	Вегетативный рост	» »	Andre et al., 1978
	25—30	Цветение	» »	» »
	50—80 [б]	Старение	» »	» »
Hordeum vulgare	27—34	Молодые растения	Климатическая камера	Ryle et al., 1976
	60	Всходы	» »	Winzeler et al., 1976
	20—30	40—100 дней	» »	»
	70	120 дней	» »	»
	66	Налив зерна	Поле	Biscoe et al., 1975
H. distichum	60—40 [в]	Всходы	Климатическая камера	Farrar, 1980
	24—28	Молодые растения	» »	Ryle et al., 1976
	37—40	» »	» »	Gordon et al., 1977
	49	За вегетацию	Поле	Mogensen, 1977
Lolium multiflorum	50	» »	»	»
	50	2—4 недели после посева	»	Sheehy, Peacock, 1975
L. perenne	59	» »	»	»
	45	Молодые растения	Климатическая камера	Robson, 1973
	$\frac{25-40}{50-70}$ [в, г]	19—33 дня после посева	Фотопериод 16 ч	Hansen, Jensen, 1977
	$\frac{37-56}{50-70}$	» »	» 12 ч	» »
	$\frac{34-48}{55-80}$	» »	» 8 ч	» »
	50	За вегетацию	Поле	Robson, Woledge, 1980
Panicum maximum	49		Климатическая камера	Ludlow, Wilson, 1970
	37—43	6—9 недель после посева	Оранжерея	Heslehurst, Wilson, 1974
P. coloratum	47	2—4 недели после посева	Климатическая камера	Ludlow, Wilson, 1970
Brachiaria ruziziensis	47		То же	
	39	6—8 недель после посева	Оранжерея	Heslehurst, Wilson, 1974
Setaria anceps	44	То же	»	То же

[а] Разные сорта
[б] Повышалось к концу периода.
[в] Снижалось к концу периода.
[г] В числителе дроби — при низкой освещенности, в знаменателе — при высокой.

Растения	R/Pg, %	Период, фаза роста	Условия роста	Литературный источник
Setaria sphacelata	49	2—4 недели после посева	Климатическая камера	Ludlow, Wilson, 1970
Chloris gayana	53	» »	То же	»
Melinus mimetaflora	51	» »	» »	»
Saccharum officinarum	20	Молодые растения	Оранжерея	Glover, 1973
Dactylis glomerata	50	18 месяцев	»	» »
	49	5 месяцев после посева	Поле	Sheehy, Peacock, 1975
Phleum pratense	52	» »	»	» »
P. bertolonii	54	» »	»	» »
Festuca arundinacea	80	» »	»	» »
		Бобовые		
Medicago sativa	68—70	В течение вегетации	Оранжерея	King, Evans, 1967
	45	6—8 недель после посева	»	Heslehurst, Wilson, 1974
	65	26 дней после отрастания	Поле	Sheehy et al., 1979
	23	40 дней после отрастания	»	»
	32	70 дней после отрастания	»	» »
	35—49	В течение вегетации	»	Thomas, Hill, 1949
Glycine max	30—50	30 дней после посева	Климатическая камера	Ryle et al., 1978
	60	60 дней после посева	То же	»
G. wightii	43	6—8 недель после посева	Оранжерея	Heslehurst, Wilson, 1974
G. javanica	34	2—4 недели после посева	Климатическая камера	Ludlow, Wilson, 1970
Phaseolus atropurpureus	10	» »	» »	» »
Desmodium intortum	49	» »	» »	» »
Calopogonium moconoides	17	» »	» »	» »
Lotononis bainesii	41	» »	» »	» »
	18	6—8 недель после посева	Оранжерея	Heslehurst, Wilson, 1974
Macroptilium atropurpureum	38	» »	»	То же
Trifolium subterraneum	60—66	В течение вегетации	Оранжерея	King, Evans, 1967
	60	» » »	Климатическая камера, 12°	Fukai, Silsbury, 1977
	72	» » »	То же, 24°	» »
	27	Молодые растения	Климатическая камера	Wilson et al., 1978
T. pratense	60—80	В течение вегетации (2 год жизни)	Поле	Головко, Семихатова, 1980
T. repens	38—43	60 дней от начала отрастания	Климатическая камера	McCree, Troughton, 1966
Прочие				
Hibiscus sabdariffa	60	Молодые растения	Поле	Baker, Kassam, 1975
Gossypium hirsutum	30—50	Взрослые растения	»	Baker et al., 1972
Beta vulgaris	29—33	В течение вегетации	»	Thomas, Hill, 1949
Chrysanthemum morifolium	45—50	Взрослые растения	Климатическая камера	Hughes, 1973
	50	Взрослые растения	18°, низкая концентрация CO_2	Hughes, Cockshull, 1972
	34	» »	18°, высокая концентрация CO_2	»
	39	» »	29°, низкая концентрация CO_2	»
	31	» »	29°, высокая концентрация CO_2	»

нальной активности уже сформировавшейся единицы биомассы, составляет 1.5%.[3]

Если рассматривать приведенные в таблице данные с позиций изложенных представлений, то следует заключить, что у большинства исследованных растений (с отношением R/Pg=45—50%) дыхание на поддержание ниже или равно дыханию роста. Поскольку нет данных о том, что величина коэффициента дыхания роста может значительно превышать 0.25, то приходится допустить, что в тех экспериментах, где отношение R/Pg больше 50%, доля дыхания поддержания сравнительно высока. Так, например, в опытах с *Trifolium pratense* (Головко, Семихатова, 1980) величина отношения R/Pg в период массового цветения достигала 70—80%. При этом доля дыхания на поддержание от общих дыхательных затрат за вегетацию более чем вдвое превышала затраты ассимилятов на дыхание роста.

В любом растительном сообществе величина R/Pg у растений разных видов зависит от множества внутренних и внешних факторов: скорости роста, доли фотосинтезирующих тканей в общей биомассе, температуры и т. п.

Влияние внешних факторов на величину R/Pg

Температура. Общие закономерности изменения интенсивности фотосинтетического и дыхательного газообмена растений различных географических зон известны достаточно хорошо (см. обзор: Bauer et al., 1975). В зависимости от экологии вида ассимиляция CO_2 возможна в области от 0—5 до 35—50 °С (Лархер, 1978). Зона оптимума для фотосинтеза у большей части растений умеренных широт находится в пределах 15—25°. Дыхание обычно усиливается с повышением температуры вплоть до критической (Семихатова, Денько, 1960) и является одной из наиболее термостабильных жизненных функций (см. Александров, 1975), поэтому температура может оказывать сильное влияние на соотношение фотосинтеза и дыхания.

Неблагоприятный баланс углерода, который складывается под действием повышенной температуры у пустынных растений (эфемеров), может служить причиной раннего окончания их вегетации (Алексеева, 1969). Величина R/Pg, отражающая состояние углеродного баланса растений, часто используется для объяснения границ ареала видов (Mooney et al., 1964; Tranquillini, 1964; Mooney, 1972).

Даже в толерантной для роста и развития растений зоне температура может оказывать заметное влияние на величину R/Pg. В опытах S. Fukai и J. Silsbury (1977) у растений *T. subterraneum*, выращиваемых при 12 или 24°, соотношение R/Pg за вегетацию составило соответственно 60 и 72%. При этом общее количество образованных в процессе фотосинтеза ассимилятов практически не различалось, но конечная биомасса растений при 24° была несколько ниже за счет более высоких затрат дыхательного субстрата. У *Hordeum vulgare* отношение R/Pg при 15—20° было вдвое ниже, чем при 28° (Winzeler et al., 1976). У *Triticum aestivum* величина R/Pg сильно зависела от температурных условий сезона, в который производился посев; весной и летом она достигала 50, а зимой — только 35% (Sawada, 1970). Реакция отдельных составляющих дыхания на температуру различается (Куперман, Хитрово, 1977; Kallis, Kull, 1977).

Водный стресс. По мере обезвоживания растения интенсивность фотосинтеза, как правило, начинает снижаться значительно раньше, чем дыхание. Чем чувствительнее вид к недостатку воды и чем сильнее засуха, тем большее влияние оказывает водный стресс на продуктивность растений. При прогрессирующем обезвоживании R/Pg по сравнению с контролем может возрастать в несколько раз главным образом за счет снижения нетто-продуктивности (Куперман, Хитрово, 1977; Wilson et al., 1980). Что касается дыха-

[3] Величина коэффициента дыхания поддержания, по многочисленным экспериментальным данным, может варьировать от 1 до 10%, но у большинства исследованных растений в благоприятных условиях роста она составляла 1—4%.

ния, то отдельные его составляющие проявляют различную чувствительность к водному дефициту.

В опытах F. W. T. Penning de Vries с соавторами (1979) дыхание роста у молодых растений пшеницы, райграса и кукурузы при водном стрессе свыше —15 бар заметно снижалось, тогда как дыхание поддержания почти не изменялось и при значительно большем водном стрессе (—30 бар). У *Sorghum bicolor* (Winzeler et al., 1976) общее выделение CO_2 в темноте снижалось под действием водного дефицита на 58% вследствие уменьшения количества доступных ассимилятов. При этом дыхание поддержания снизилось на 22, а дыхание роста — на 36%. Имеются также сведения, что дыхание поддержания возрастает с повышением водного дефицита (McCree, van Bavel, 1977; Молдау и др., 1980).

Условия почвенного питания. Уровень минерального питания существенно влияет на баланс углерода и продукционный процесс. Недостаток некоторых элементов минерального питания во многих случаях приводит к снижению ассимиляции, тогда как дыхание остается стабильным или даже возрастает (Толмачев, 1955; Строгонова, 1968; Natr, 1975).

При повышенном уровне азота дыхательный газообмен усиливается, оказывая действие на продуктивность растений и изменяя чистую продуктивность фотосинтеза (Куперман, Хитрово, 1977). Растения райграса, получившие питательный раствор с высоким содержанием N (300 ppm), затрачивали больше углерода на дыхание не только из-за того, что имели бо́льшую биомассу, но также и из-за более высокой интенсивности дыхания единицы биомассы (Robson, Parson, 1978). Такая же закономерность отмечена для *Triticum aestivum* (Куперман, Хитрово, 1977).

Внесение азота (180 кг/га) увеличивало выход зерна озимой пшеницы на 78%, при этом почти втрое повышались затраты на дыхание (Pearman et al., 1981). Между способностью адаптироваться к высоким дозам азота и степенью повышения R/Pg существует тесная зависимость (Osada, 1966). У сортов, способных к усвоению повышенных доз азота, дыхание изменяется в меньшей степени, чем у сортов, не приспособленных к высокому уровню минерального питания.

Длительность фотопериода, освещенность и содержание CO_2 в атмосфере. Действие фотопериода и освещенности на газообмен изучалось у *Lolium multiflorum* (Hansen, Jensen, 1977). В условиях высокой облученности (95—130 Вт/м^2) отношение R/Pg было почти вдвое меньшим, чем при низкой (25—45 Вт/м^2). Длительность светового периода (16, 12, 8 ч) в меньшей степени влияла на величину R/Pg, чем уровень освещенности. Однако при фотопериоде 8 ч величина коэффициента дыхания роста была вдвое выше, чем при фотопериоде 16 ч. Следовательно, эффективность превращения ассимилятов в биомассу повышалась с увеличением длительности фотопериода.

G. Ryle с соавторами (1976) исследовали потери на дыхание меченых ассимилятов у молодых растений ячменя и кукурузы после 30 мин фотосинтеза в атмосфере $^{14}CO_2$. В условиях пониженной освещенности суммарное количество выделенной при дыхании поддержания $^{14}CO_2$ было выше.

Данные по влиянию концентрации CO_2 в атмосфере на R/Pg приводятся в работе L. Hughes, K. Cockshull (1972). У *Chrysanthemum morifolium* независимо от температурных условий выращивания R/Pg было ниже при более высокой концентрации CO_2 (1500 ppm).

Влияние внутренних факторов на величину R/Pg

Онтогенетические изменения. Судя по данным таблицы, величина R/Pg у молодых растений ниже, чем у взрослых. Детальных измерений R/Pg в онтогенезе растений очень мало: L. A. P. Hughes (1973) показал, что у *Ch. morifolium* величина отношения R/Pg несколько снижалась в начале развития растений до более или менее стабильного уровня и снова повышалась в период цветения. Уровень освещенности, при котором растения выращива-

лись, влиял не только на величину этого соотношения, но и на характер его изменения в онтогенезе.

У *Hordeum vulgare* (Winzeler et al., 1976) величина R/Pg в фазе всходов составляла 60%. В течение 40—100 дней после всходов она колебалась в пределах от 20 до 30%. Повышение доли дыхательных затрат отмечалось у растений в возрасте 120 дней после всходов. Такая же динамика R/Pg описана для *Triticum aestivum* (Osman, 1971), *Glycine max* (Ryle et al., 1978), *Zea mays* (Andre et al., 1978).

В самом начале вегетации питание проростков носит гетеротрофный характер, т. е. осуществляется за счет мобилизации запасных соединений. Энергетические и пластические потребности роста по крайней мере в первые одну-две недели обеспечиваются дыханием. По мере формирования листовой поверхности все больший вклад в ростовые процессы начинает вносить фотосинтез. У молодых, активно растущих растений отношение R/Pg чаще всего составляет 30%. С возрастом (особенно при переходе к генеративному развитию) в биомассе растений увеличивается доля гетеротрофных тканей. Повышение отношения R/Pg у стареющих растений связано, вероятно, с одной стороны, с возрастанием доли гетеротрофных тканей в биомассе растений, а с другой — с постепенным снижением фотосинтетической активности вследствие ценотического эффекта.

Вид, жизненная форма. Хотя в таблице приведены сведения о более чем 30 видах растений, трудно определить однозначно, различаются ли виды по величине R/Pg. Приведенные материалы показывают, что эта величина достаточно лабильна: она сильно меняется в онтогенезе растения и во многом определяется условиями среды.

На возможное наличие видовых особенностей указывают данные, приводимые в работах M. M. Ludlow, G. L. Wilson (1970) и M. R. Heslehurst, G. L. Wilson (1974). Среди изученных авторами луговых трав злаки имели несколько более высокую долю дыхания от гроссфотосинтеза. Различались по величине R/Pg два гибрида кукурузы (Heichel, 1971). Имеются также отдельные данные о том, что у травянистых многолетников доля затрат на дыхание выше, чем у однолетников. Так, величина R/Pg у молодых растений *Trifolium repens* второго года жизни составляла 60% (Головко, Семихатова, 1980), тогда как у однолетних видов не превышала 30—45% (Ludlow, Wilson, 1970; Heslehurst, Wilson, 1974; Ryle et al., 1978).

Величина R/Pg зависит от жизненной формы растений. У древесных и кустарничковых форм с относительно большой массой гетеротрофных тканей она, как правило, выше, чем у травянистых (Лархер, 1978).

В заключение можно отметить следующее. Приведенные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что в балансе целого растения существенную долю составляют затраты ассимилятов на дыхание. У травянистых растений в благоприятных для роста и развития условиях она варьирует в среднем от 30 до 60%. Это означает, что растения могут использовать на накопление биомассы примерно половину ассимилированного углерода, остальная часть окисляется в процессе дыхания. Образованные при этом энергетические эквиваленты и метаболиты используются в процессах, связанных с новообразованием биомассы растения и поддержанием ее структурной и функциональной целостности. В системе целого растения величина соотношения фотосинтеза и дыхания зависит от ряда внутренних и внешних факторов, среди которых потребности роста и морфогенеза являются ведущими.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1975). Клетки, макромолекулы и температура. Л., Наука. — Алексеева Л. Н. (1969). Дыхание как фактор продуктивности некоторых растений Юго-Западных Кызылкумов. В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л., Наука. — Головко Т. К., Семихатова О. А. (1980). Изучение дыхания как фактора продуктивности растения (на примере клевера красного). Физиол. биохим. культ. раст., 12, 1. — Куперман И. А., Хитрово Е. В. (1977). Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск, Наука. — Лархер В. (1978). Экология растений. М., Мир. — Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якшина А. М. (1970). Фотосинтез и дыхание подроста. М., Наука. — Молдау Х. А.,

Сыбер Я. Х., Рахи М. О. (1980). Компоненты темнового дыхания фасоли при дефиците воды. Физиол. раст., 27, 1. — Семихатова О. А. (1980). Энергетические аспекты интеграции физиологических процессов в растении. Физиол. раст., 27, 5. — Семихатова О. А., Денько Е. И. (1960). О воздействии температуры на дыхание листьев растений. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова, сер. 4, 14. — Строгонова Л. Е. (1968). О величине расхода органических веществ на дыхание в различных условиях минерального питания растений. Физиол. раст., 15, 2. — Сухоруков К. Т. (1957). О действии ядов на плазму и физиологические процессы растения. Бюл. Гл. бот. сада, 28. — Толмачев И. М. (1955). Задачи исследования в области дыхательно-ассимиляционного комплекса растений и урожайности. Тр. Инст. физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, 10. — Уткин А. И. (1969). Основные направления в исследованиях по биологической продуктивности лесных фитоценозов за рубежом. Лесоведение, 1. — Andre M., Massimino D., Daguenet A. (1978). Daily patterns under the life cycle of maize crop. 1. Photosynthesis, transpiration, respiration. Physiol. Plant., 43, 4. — Baker D. N., Hesketh J. D., Duncan W. C. (1972). Simulation of growth and yield in cotton. 1. Gross photosynthesis, respiration and growth. Crop Sci., 12, 4. — Baker E. F. L., Kassam A. H. (1975). Respiration by roselle (*Hibiscus sabdariffa*) in the Western State of Nigeria. Trop. Agr., 52, 3. — Bauer H., Larcher W., Walker R. S. (1975). Influence of temperature stress on CO_2-gas exchange. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Ed. J. Cooper. Cambridge Univ. Press. — Biscoe P. V., Scott R. K., Monteith J. L. (1975). Barley and its environment. III. Carbon budget of the stand. J. Appl. Ecol., 12, 2. — Charles-Edwards D. A. (1978). An analysis of the photosynthesis and productivity of vegetative crop in the United Kingdom. Ann. Bot., 42, 179. — Cock J., Yoshida Sh. (1973). Photosynthesis, crop growth, and respiration of tall and short rice varieties. Soil Sci. Plant Nutr., 19, 1. — Farrar J. F. (1980). The pattern of respiration rate in the vegetative barley plants. Ann. Bot., 46, 1. — Fukai S., Silsbury J. H. (1977). Responses of subterranean clover communities to temperature. II. Effects of temperature on dark respiration rate. Austr. J. Plant Physiol., 4, 1. — Gaastra P. (1963). Climatic control of photosynthesis and respiration. In: Environmental control of plant growth. Ed. L. T. Evans. N. Y. — London, Acad. Press. — Glover J. (1973). The dark respiration of sugar cane and loss of photosynthate during the growth of a crop. Ann. Bot., 37, 152. — Gordon A. J., Ryle G. J. A., Powell C. E. (1977). The strategy of carbon utilization in uniculm barley. 1. Chemical fate of photosynthetically assimilated ^{14}C. J. Exper. Bot., 28, 107. — Hansen G. K., Jensen C. R. (1977). Growth and maintenance respiration in whole plants, tops, and roots of *Lolium multiflorum*. Physiol. Plant., 39, 2. — Heichel G. H. (1971). Confirming measurements of respiration and photosynthesis with dry matter accumulation. Photosynthetica, 5, 2. — Heslehurst M. R., Wilson G. L. (1974). Studies on the productivity of tropical pasture plants. IV. Separation of photosynthetic and respiratory components of net assimilation rate by growth analysis and gas exchange techniques under natural lighting. Aust. J. Agric. Res., 25, 3. — Hughes L. A. P. (1973). A comparison of the effects of light intensity and duration on *Chrysanthemum morifolium* cv. Bright Golden Anne in controlled environments. II. Ontogenetic changes in respiration. Ann. Bot., 37, 150. — Hughes L. A. P., Cockshull K. E. (1972). Further effects of light intensity, carbon dioxide concentration and day temperature on the growth of *Chrysanthemum morifolium* cv. Bright Golden Anne in controlled environments. Ann. Bot., 36, 146. — Kallis A., Kull K. (1977). Changes in the components of dark respiration during the growing period and their relationship with the growth of barley plants. In: Produkce biomasy a tvorbu vunosu polnich plodin. Praha. — King R. W., Evans I. T. (1967). Photosynthesis in artificial communities of wheat, lucerne and subterranean clover plants. Aust. J. Biol. Sci., 20, 3. — Kuroiwa S. V. (1960). Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimgare. V. Intraspecific competition and productivity difference among tree classes in the *Abies* stand. Bot. Mag. Tokyo, 73, 863. — Larcher W. (1975). Physiologycal plant ecology. Berlin etc., Springer—Verlag. — Ludlow M. M., Wilson G. L. (1970). Studies of the productivity of tropical pasture plants. II. Growth analysis, photosynthesis, and respiration of 20 species of grasses and legumes in a controlled environment. Aust. J. Agric. Res., 21, 2. — McCree K. J. (1970). An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Ed. I. Setlic. Wageningen. Pudoc. — McCree K. J. (1974). Equations for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as functions of dry weight, photosynthesis rate, and temperature. Crop. Sci., 14, 4. — McCree K. J., Bavel C. H. M. van. (1977). Respiration and crop production: a case study with two crops under water stress. In: Environmental effects on crop physiology. Eds. J. J. Landsberg, C. V. Cutting. London etc., Acad. Press. — McCree K. J., Troughton J. H. (1966). Non-existence of an optimum leaf area index for the production rate of white clover grown under constant conditions. Plant Physiol., 41, 10. — Mogensen V. O. (1977). Field measurements of dark respiration rates of roots and aerial parts in Italian ryegrass and barley. J. Appl. Ecol., 14, 1. — Mooney H. A. (1972). The carbon balance of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst., 3, 5. — Mooney H. A., Wright R. D., Strain B. R. (1964). The gas exchange capacity of plants in relation to vegetation zonation in the White Mountaings of California. Amer. Midl. Natur., 72, 2. — Natr L. (1975). Influence of mineral nutrition on photosynthesis and the use of assimilates. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Ed. J. P. Cooper. Cambridge Univ. Press. — Osada A. (1966). Relationship between photosynthetic activity and dry matter production in rice varieties, especially as influenced by nitrogen sypply. Bul. Nat. Inst. Agr. Sci. Tokyo, Ser. D., 14. — Osman A. M. (1971). Dry matter production of wheat crop in relation to light interception and photosynthetic capacity of leaves. Ann. Bot., 35, 143. — Pearman I., Thomas S. M., Thorne G. M. (1981). Dark respiration of several varieties of winter wheat given different

amounts of nitrogen fertilizer. Ann. Bot., 47, 5. — Penning de Vries F. W. T. (1975). Use of assimilates in higher plants. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Ed. J. Cooper. Cambridge Univ. Press. — Penning de Vries. F. W. T., Witlage J. M., Kremer D. (1979). Rates of respiration and increase in structural dry matter in young wheat, ryegrass and maize plants in relation to temperature, to water stress and to their sugar content. Ann. Bot., 44, 5. — Robson M. J. (1973). The growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. II. Carbon assimilation and respiration in seedling sward. Ann. Bot., 37, 151. — Robson M. J., Parson A. J. (1978). Nitrogen deficiency in small closed communities of S 24 ryegrass. 1. Photosynthesis, respiration, dry matter production and partition. Ann. Bot., 42, 181. — Robson M. J., Woledge J. (1980). Photosynthesis, respiration and productivity of temperate forage grasses. In: 5th Int. Congr. Photosynth. Hajkidiki, Abstr. — Ryle G. J. A., Cobby J. M., Powell C. E. (1976). Synthetic and maintenance respiratory losses of $^{14}CO_2$ in uniculm barley and maize. Ann. Bot., 40, 167. — Ryle G. J. A., Powell C. E. (1974). The utilization of recently assimilated carbon in graminaceous plants. Ann. Appl. Biol., 77, 1. — Ryle G. J. H., Powell C. E., Gordon A. J. (1978). Effect of source of nitrogen on the growth of fiskeby soya bean: the carbon economy of whole plants. Ann. Bot., 42, 179. — Sawada S. (1970). An ecophysiological analysis of the difference between the growth rates of young wheat seedlings in various seasons. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 3, 10. — Sheehy J. E., Peacock J. M. (1975). Canopy photosynthesis and crop growth rate of eight temperate forage grasses. J. Exper. Bot., 26, 94. — Sheehy J. E., Wodward F. I., Jones M. B., Windram A. (1979). Microclimate, photosynthesis and growth of lucerne (*Medicago sativa* L.). 1. Microclimate and photosynthesis. Ann. Bot., 44, 6. — Stocker O. (1969). Die «Stoffproduktion» in Urwäldern and anderen Pflanzengesellschaften in Gleichgewicht. Mitteil. Florist.-soziolog. Arbeitsgem., N. F., 14, 422. — Tadaki J. (1965). Studies on production structure of forests. VII. The primary production of young stand of *Castanopsis cuspidata*. Japan J. Ecol., 15, 4. — Tanaka A. (1972). Efficiency of respiration. Rice breeding. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines. — Tanaka A., Kawono K., Yamaguchi J. (1966). Photosynthesis, respiration and plant type of the tropical rice plant. Int. Rice Res. Inst. Bul., 7, 46. — Tanaka A., Yamaguchi J. (1968). The growth efficiency in relation to the growth of rice plant. Soil Sci. Plant Nutr., 14, 110. — Thomas M. D., Hill G. R. (1949). Photosynthesis under field conditions. In: Photosynthesis in plants. Eds. J. Franck, W. E. Loomis. Iowa State Univ. Press. — Tranquillini W. (1964). Photosynthesis and dry matter production of trees at high altitudes. In: The formation of wood in forest trees. Ed. O. Zimmerman. N. Y. — London, Acad. Press. — Wilson D. R., Bavel van C. H. M., McCree K. J. (1980) Carbon balance of water-deficient grain sorghum plants. Crop Sci., 20, 2. — Wilson D. R., Fernandes C. J., McCree K. J. (1978). CO_2-exchange of subterranean clover in variable light environments. Crop Sci., 18, 1. — Winzeler H., Hunt I. H., Mahon J. D. (1976). Ontogenetic changes in respiration and photosynthesis in a uniculm barley. Crop Sci., 16, 6. — Zelitch I. (1971). Photosynthesis, photorespiration and productivity. N. Y. Acad. Press. — Zelitch I. (1975). Improving the efficiency of photosynthesis. (The opportunity exist to increase crop productivity by regulating wasteful respiratory processes). Science, 188, 4188.

Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 7 V 1982.

SUMMARY

Papers on the quantitative ratio of photosynthesis and respiration (R/Pg) in herbaceous plant species are reviewed. The effect of internal and external factors on this ratio is observed. The ratio variations under the influence of temperature, water deficiency, the level of mineral nutrition, CO_2 concentration, and light intensity are considered. The dynamics in the ontogenesis of plants is followed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 57 : 582.662

Ж. А. Акопян

БИОЛОГИЯ *SEIDLITZIA FLORIDA* (*CHENOPODIACEAE*)

ZH. A. AKOPIAN. BIOLOGY OF *SEIDLITZIA FLORIDA* (*CHENOPODIACEAE*)

Изучен полный цикл развития растения *Seidlitzia florida*, отмечены биологические особенности прорастания, цветения, опыления и распространения плодов.

Однолетник *Seidlitzia florida* (M. B.) Boiss. зейдлиция цветистая — один из неоэндемиков Атропатенской подпровинции. Встречается повсюду по среднему течению р. Аракс (в Ереванском и Мегринском флористических районах); кроме Армении, растет в Нахичеванской АССР, восточном Азербайджане, а также в северо-восточной Турции и Иране.

В Араратской равнине *S. florida* произрастает между г. Октемберяном и оз. Айгерлич в окр. Эчмиадзина, к юго-востоку от Еревана и близ Веди, а также повсеместно как рудеральное растение на пустырях и залежных участках.

В экологическом отношении зейдлициевая группировка представляет собой как бы переход от псаммофильной формации к галофитной. *S. florida* в составе псаммофильной растительности образует на разрыхленной муравьями песчаной почве самостоятельные микрогруппировки (зачастую с примесью *Euphorbia marschalliana*, *Oligochaeta divaricata*, *Cousinia macroptera*, *Ziziphora tenuior*, *Erodium oxyrrhynchum*, *Cymbocarpum anethoides*, *Heliotropium eichivaldii*, *Scrophularia nachischevanica* и др. — Тахтаджян, 1972). Наряду с другими однолетними солянками *Seidlitzia florida* произрастает на гипсоносных красных и желтых глинах, где развивается своеобразная эфемерово-галантиевая формация. Способность выносить засоление почвы позволяет *S. florida* произрастать на сухих пухлых солончаках, где она нередко образует простые группировки. Зачастую *S. florida* встречается в полынной формации, захватывая каменистые островки почвы, лишенные полыни, залежные, поливные участки, возникшие благодаря хозяйственной деятельности человека.

Наблюдения над биологией *S. florida* проводили на участке отдела флоры и растительности Армении Ботанического сада АН АрмССР и в природе в окрестностях селений Зовашен и Советашен Арташатского р-на. Начиная с момента прорастания семян, периодически наблюдали за изменениями, происходящими в строении органов растений, за динамикой и особенностями роста. Растения во всех фазах онтогенеза зарисовывали.

S. florida — однолетнее растение от 10 до 50 (60) см выс. с полегающими в основании и дугообразно приподнимающимися стеблями. Стебли округлые, желтоватого или молочно-белого цвета, голые, вначале гибкие, к концу периода плодоношения ломкие. Листья 10 (16) мм дл. и 0.6 (2.2) мм шир., цилиндрические, тупые с небольшим остроконечием, слегка вниз загнутые, суккулентные, голые, желтовато-зеленые или ярко-зеленые, нередко с белым желобком (рис. 1, *а—в*). Нижние листья накрест супротивные, верхние сближенные из-за укорачивания междоузлий, листья в пазухах с пучком белых извитых волосков и соцветием из 3 (4) цветков (рис. 2). Цветки по бокам с двумя прицветничками. Прицветнички при среднем по положению в соцветии цветке 1.2 мм дл. и 1.1 мм шир., пленчатые с травянистым килем, наверху клювовидно загнутые, двузубчатые, при расправлении широкояйцевидные (рис. 3, *а*, *б*);

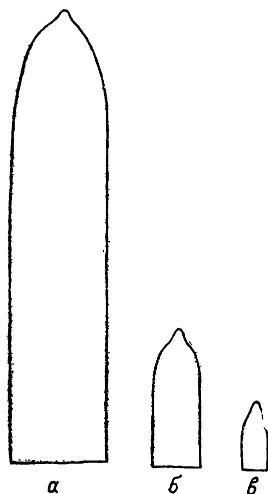


Рис. 1. Листья *Seidlitzia florida* нижнего (*а*), среднего (*б*) и верхнего (*в*) ярусов.

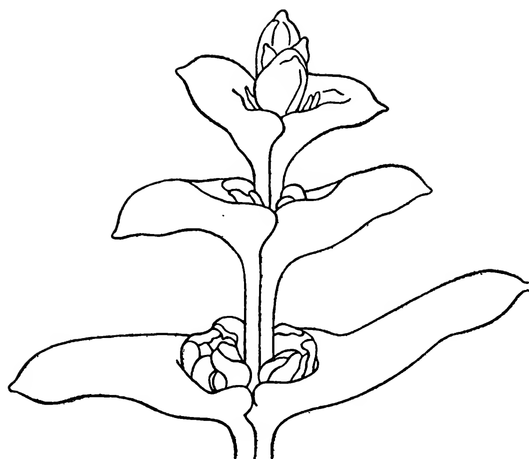


Рис. 2. Побег *Seidlitzia florida* в период бутонизации.



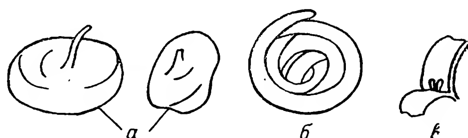
Рис. 3. Части цветка *Seidlitzia florida*.

а—в — прицветнички; *г—з* — листочки околоцветника; *и* — тычинка, *к* — пестик.



Рис. 4. Плоды *Seidlitzia florida*.

Рис. 5. Семя (*а*), зародыш (*б*), его семядоли и первая пара зачатков листьев (*в*) *Seidlitzia florida*.



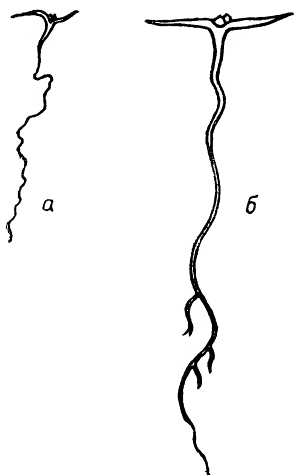


Рис. 6. Проростки *Seidlitzia florida*.

прицветнички при боковых цветках 0.8 мм дл. и 0.2 мм шир., линейные, слегка асимметричные (рис. 3, *в*). Цветки обоеполые, пятичленные. Доли околоцветника пленчатые с травянистым пятном в центре, продолговато-овальные, наверху двулопастные, неодинаковой величины в одном цветке — от 0.8 до 1 и от 0.7 до 0.9 мм шир. (рис. 3, *г—з*). Тычинок пять, спаянных у основания в кольцо, с линейными пыльниками 1.1 мм дл., более чем наполовину соединенными связником, тычиночная нить 1.2 мм дл., кверху сужающаяся (рис. 3, *и*). Пестик 1.2 мм дл. с двумя наверху расходящимися рыльцами, составляющими $^{1}/_{3}$ его длины (рис. 3, *к*). На листочках околоцветника при плодах развиваются розово-красные или буро-красные пленчатые крылья от 1.5 до 2.5 мм в диам., переднее крыло, загибаясь, покрывает плод, заднее — ложкообразное, прочие отстоят горизонтально (рис. 4, *а*, *б*). Плоды 1.75—2 мм в диам., созревают и опадают в конце октября—начале ноября и обычно остаются в видоизмененном околоцветнике. Околоплодник серовато-бурый, иногда беловатый, зачастую с сохраняющимся столбиком, семенная оболочка тонкая, прозрачная. Семя с горизонтально или косо расположенным по отношению к оси цветка спирально закрученным зародышем, дифференцированным на беловатый корешок, гипокотиль красного цвета, семядоли зеленовато-красные, 2 зачатка листьев (рис. 5, *а—в*).

В природных условиях и при осеннем посеве первые всходы появляются в конце марта—начале апреля следующего года, а при посеве весной — через 8—10 дней. Всходы прорастают лучше при неглубокой заделке семян (0.5—0.8 см).

Прорастание семян обильное, надземное. Длина семядолей у ранних всходов (рис. 6, *а*) составляет 0.6—0.7, ширина — 0.3—0.5, длина гипокотиля — 0.8—10 (15) мм, корешка — 4—12 (15) см. Семядоли шиловидные, суккулентные, голые, сохраняются в течение 30—35 дней после прорастания. Гипокотиль винно-красный или буровато-красный, плавно переходит в стержневой корень, который уже через 8—10 дней после прорастания дает боковые корни (рис. 6, б).

Первые листья вначале наполовину закрыты семядолями и располагаются накрест супротивно. Они ярко-зеленого цвета с винно-красными или зеленовато-красными краями (1.5—2 см дл. и 0.5 –0.8 шир.). Формируются и достигают окончательных размеров через 12—15 дней после прорастания. Через 8—10 дней появляется вторая пара листьев. Листья и стебли *S. florida* располагаются накрест супротивно, причем тенденция к такого рода симметрии строго соблюдается в течение всего онтогенеза растения.

В первых числах мая рост листьев усиливается, а к началу второй декады растение вступает в фазу ветвления. При этом после формирования второй пары листьев в пазухах двух первых закладываются боковые почки, из которых развиваются супротивно расположенные побеги II порядка, вскоре перегоняющие в росте моноподиальный побег. Побеги II порядка появляются в пазухах первой пары листьев на 40—45-й день после прорастания, а в пазухах второй пары листьев — с интервалом в 3—5 дней.

В то же время прирост побега I порядка заметно ослабевает, образуется всего 2—3 пары листьев. Достигнув 2—3 см дл., побег I порядка полностью отмирает, а наиболее мощного развития достигают заложившиеся на нем четыре побега II порядка — тип развития, встречающийся у преобладающего большинства экземпляров в популяции (рис. 7, *1—7*). По мере развития осей II порядка из пазушных почек первого или в некоторых случаях со второго-третьего узлов от основания оси начинается усиленный рост побегов III порядка. На этом этапе длина двух пар побегов II порядка составляет 5—7 (6—10),

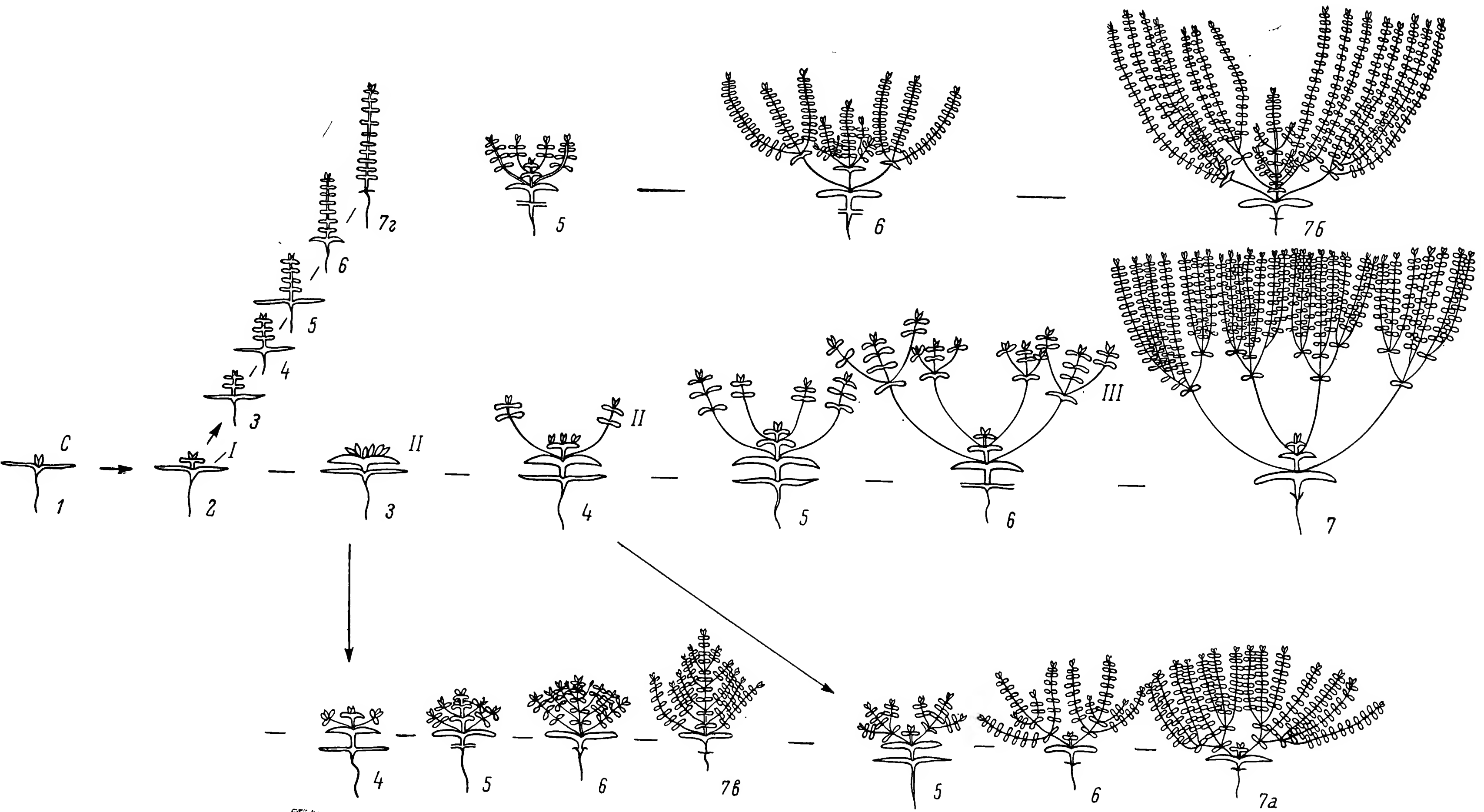


Рис. 7. Типы ветвления *Seidlitzia florida*.

с — семядоли, *I* — побег первого порядка, *II* — побег второго порядка, *III* — побег третьего порядка.

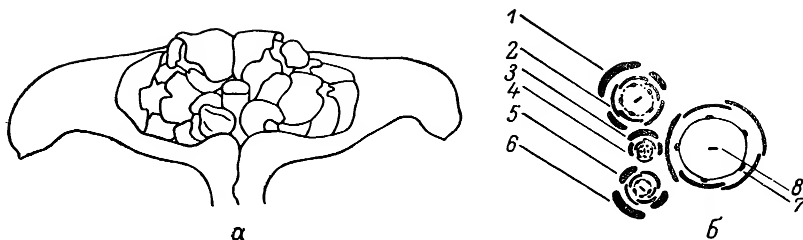


Рис. 8. Соцветие (*а*) и его диаграмма (*б*) у *Seidlitzia florida*.

1, 3, 4, 5, 6 — прицветнички; *2* — листочек околоцветника; *7* — тычинка; *8* — пестик.

а длина побегов III порядка — 1—2 (4) см. Длина первого междоузлия побегов II порядка (до 6 см) в течение всего онтогенеза, как правило, превышает длину последующих. Впоследствии появляются побеги IV и у крупных экземпляров — V порядков. В некоторых случаях в пазухах второй пары листьев оси I порядка боковые почки не закладываются, при этом развивается растение с двумя супротивно расположенными боковыми побегами, которые в свою очередь дают ответвления последующих порядков (рис. 7, *1—7а*).

В отличие от первых двух случаев, когда уже у проростков отмирает главный побег, при третьем, менее распространенном типе развития рост побега I порядка значительно ослабляется, но не угасает. При этом главный побег примерно в 2 раза отстает в росте и образует лишь небольшие ответвления II, редко III порядков (рис. 7, *1—7б*).

И наконец, существует тип развития, при котором побег I порядка является ведущим в формировании структуры растения, он нормально развивается, давая боковые побеги в последовательности и пропорциях, характерных для типично моноподиального ветвления (рис. 7, *1—7в*). Экземпляры с подобным типом ветвления встречаются реже всего.

Ежегодно из-за воздействия различных экологических факторов (угнетенность вследствие очень густого стояния, затененность, избыточное увлажнение и т. д.) определенное число растений заканчивает онтогенез в фазе неразветвленного главного стебля, достигнув от 5 до 10—12 см высоты и образовав от 6—7 до 10—12 пар листьев (рис. 7, *1—7г*). Тем не менее подобные особи нормально цветут и плодоносят.

В зрелых семенах *S. florida* обнаруживаются зеленые (хлорофиллоносные) или бледно-желтые зародыши. Подобные же различия в пигментации зародышей указаны M. Negbi и B. Tamari (1964) у двух видов сем. *Chenopodiaceae* (*Salsola volkensii* и *Aellenia autranii*) и рассматриваются авторами как один из новых, до сих пор не описанных типов морфологической гетерокарпии. Опыты по проращиванию семян этих растений показали, что семена с зелеными зародышами прорастают быстро, а с желтыми либо прорастают очень медленно, либо не прорастают вовсе. Это, по мнению авторов, является показателем различного физиологического состояния семян. По-видимому, отсутствие хлорофилла в зародышах части семян *S. florida* также является одной из причин плохого их прорастания и отставания в росте некоторых растений.

В конце мая—начале июня начинается фаза бутонизации. Бутоны закладываются акропетально в пазухах всех листьев на побегах II, III и последующих порядков. Соцветие *S. florida* состоит из 3 (4) цветков. Вначале развивается центральный по положению в соцветии бутон, а через 5—10 дней — два боковых (рис. 8, *а*, *б*). Центральный бутон обычно крупнее двух других и слегка их сдавливает. Нередко в соцветии можно обнаружить четвертый бутон, который, однако, не достигает окончательного развития и не функционирует (рис. 9, *а*, *б*). Следует отметить, что до сих пор во всех флористических сводках и определителях для *S. florida* приводился один цветок в пазухах листьев. По нашим данным, лишь в редких случаях окончательного развития достигает один цветок.

В начале третьей декады июня в пазухе листа различимы центральный (0.8 мм в диам.) и 2 боковых (0.3 мм и около 0.1 мм в диам.) бутона, скрытых

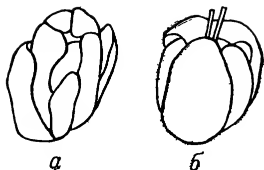


Рис. 9. Четвертый бутон (*а*) и развившийся из него стерильный цветок (*б*) в соцветии *Seidlitzia florida*.

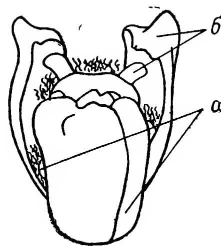


Рис. 10. Соцветие *Seidlitzia florida*.
а — бутоны, *б* — прицветнички.

между двумя плотно смыкающимися под ними прицветничками (0.8—0.9 мм дл.) и окутанных белыми извитыми длинными волосками (рис. 10). Достигнув 1 мм дл., прицветнички останавливаются в росте и по мере дальнейшего развития пассивно раздвигаются. По мере роста средний бутон освобождается из прицветничков, которые постепенно отодвигаются к боковым бутонам (примерно в 2 и в 2.5 раза отстающим в развитии) и выполняют дополнительную защитную функцию в летний период. Через 10—12 дней средний бутон имеет диаметр 1.5 мм, свободно располагается в пазухе листа и готов к раскрытию.

В конце июня начинается фаза цветения. При этом развитие новых бутонов и вегетативный рост продолжаются. Вдоль оси побегов цветки распускаются в акропетальном порядке, а в соцветии вначале раскрывается центральный цветок. Развитие и функционирование соцветия в пазухе одного листа отстают на 7—9 дней по сравнению с развитием в пазухе другого листа, супротивного первому.

Продолжительность жизни одного цветка составляет 72—74 ч (считая с того момента, когда листочки околоцветника слегка раздвинуты и видны пыльники, плотно прилегающие друг к другу). Цветки *S. florida* протандрические. Пыльники состоят из двух тек, соединенных связником на $^3/_4$ длины. Придатки отсутствуют. Тычиночные нити плоские, книзу слегка расширяющиеся. В первые 46—48 ч цветения происходит медленное выдвигание пыльников, которое совершается асинхронно, в последовательности, совпадающей с направлением движения часовой стрелки, что объясняется неодновременным ростом тычиночных нитей. Пыльники, вертикальные в бутоне, у распустившегося цветка слегка отклонены и более чем наполовину выставлены из долей околоцветника (рис. 11, *а*—*в*). Пыление начинается на третий день после начала распускания цветка и приурочено к 2—3 ч дня. Пыльники вскрываются латрорзно по всей длине шва, причем растрескивание парных тек одной тычинки происходит разновременно.

Пыльца переносится посредством ветра и насекомых — небольших пчелок Nomioides minutissimus. Массовые посещения популяций *S. florida* этими пчелками были отмечены во второй и третьей декадах августа.

У *Seidlitzia* отсутствуют длинные, повислые тычиночные нити, но порывы ветра колеблют гибкие обильно цветущие побеги, тем самым высыпая пыльцу из быстро подсыхающих на воздухе пыльников и приводя в соприкосновение веточки одной и соседних близко произрастающих особей. Подобный факт в биологии ветроопыления некоторых солянок описан Т. Витович (1934).

После окончания процесса пыления опустевшие пыльники опадают, а тычиночные нити и доли околоцветника плотнее окутывают завязь, которая становится округлой, а затем сплюснуто-шаровидной, рыльца остаются чуть выступающими из околоцветника и буреют. В этот же период начинается распускание боковых бутонов.

В первой декаде сентября вегетативный рост ослабляется и растение вступает в фазу плодоношения, которая длится со второй половины сентября до конца октября—начала ноября. Доли околоцветника видоизменяются, на них появляется узкий рубчик, который впоследствии при плодах превращается в крылья. Зародыш зеленый, спиралевидно закрученный, вначале расположен

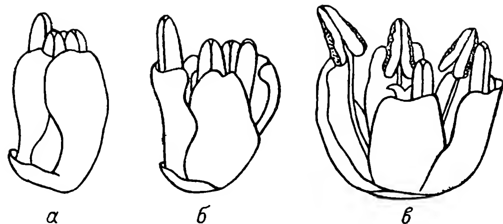


Рис. 11. Этапы раскрывания (*а—в*) цветка *Seidlitzia florida*.

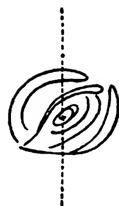


Рис. 12. Зародыш *Seidlitzia florida*.

косо по отношению к оси цветка (рис. 12), по мере развития опускается и в зрелых семенах принимает горизонтальное положение.

В период плодоношения *S. florida* становится очень декоративной. Крыловидные выросты на плодах приобретают розово-красный, бордовый, иногда черный цвет. Листья и молодые стебли краснеют позже. Интересно, что у крупных экземпляров к концу онтогенеза побеги от II до IV—V порядков оказываются примерно одной длины, что способствует образованию жизненной формы «перекати-поле».

К концу периода плодоношения растение теряет суккулентность, становится хрупким, ломким; листья загибаются книзу, принимая крючкообразную форму, и сцепляются с листьями соседних веточек, которые сближаются, и оно приобретает компактную форму. Вначале плоды осыпаются под материнское растение и благодаря наличию крыльев разносятся ветром; впоследствии после отмирания корневой шейки ветром подхватывается вся особь и распространение семян происходит по известному для «перекати-поле» способу.

Искренне благодарю сотрудника Зоологического института АН СССР Ю. А. Песенко, определившего насекомого-опылителя *S. florida*.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. (1970). Забытый вид рода *Seidlitzia* Bunge. Нов. сист. высш. раст., 7. — Витович Т. (1934). Материалы к изучению цветения и плодоношения солянок. Тр. Аз. отд. Закавк. фил. АН СССР, 5, Баку. — Тахтаджян А. Л. (1972). Ботанико-географический очерк Араратской котловины. В кн.: Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Л., Наука. — Negbi M., Tamari B. (1964). Germination of chlorophyllous and achlorophyllous seeds of *Salsola volkensii* and *Aellenia autranii*. Israel J. Bot., 12, 3.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 1 VI 1982.

УДК 581.526.3 (584.5)

Р. П. Манохина

ЦВЕТЕНИЕ И ПЛОДОНОШЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ В ДУШАНБЕ

R. P. MANOKHINA. THE FLOWERING AND FRUITING OF SOME ORNAMENTAL LITTORAL-AQUATIC PLANTS IN DUSHANBE

Приводятся данные по динамике цветения прибрежно-водных растений в течение вегетационного периода по месяцам и дням, а для видов с ярко выраженной суточной динамикой цветения — по часам. Кроме того, указываются некоторые данные по динамике плодоношения.

Исследования проводили в Душанбинском ботаническом саду Института ботаники АН Таджикской ССР. Климатические условия Душанбе и условия водоемов, в которых выращиваются прибрежно-водные растения, описаны нами ранее (Манохина, 1980).

В коллекции сада имеются как микротермные, так и макротермные растения. Микротермные зимуют в открытом водоеме, а макротермные требуют зимнего содержания в теплом помещении при температуре не ниже 10 °С. К последним можно отнести почти все прибрежно-водные растения тропического и субтропического происхождения. Исключение составляют стрелолист ланцетолистный *Sagittaria lancifolia* L., лотос орехоносный *Nelumbo nucifera* Gaertn., людвигия иссополистная *Ludwigia hyssopifolia* (G. Don) Exell., происходящие из субтропических областей, но хорошо переносящие условия зимы. Почти у всех этих растений, за исключением видов *Sagittaria* L., *Nelumbo nucifera* и болотоцветника щитолистного *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze, зимой обнаруживается подводный медленный рост вегетативных и репродуктивных органов, которые у некоторых из них закладываются в почках еще в августе—сентябре. Растения, формирующие бутоны в почках с осени и сравнительно интенсивно использующие зимний период для своего развития, раньше других начинают вегетацию (в феврале—марте) и цветение (в апреле—мае).

Из исследованных нами видов первой начинает цвести калужница болотная *Caltha palustris* L. Цветет она два раза в год: в апреле и сентябре—октябре. Цветки ярко-желтые. Весной цветение более обильное и быстротечное, а цветки значительно крупнее, чем осенью (табл. 1 и 2). Семена от весеннего цветения созревают за 30 дней, а от осеннего — за 40. Выполненных семян сравнительно мало. Получить из них потомства нам не удалось.

ТАБЛИЦА 1

Некоторые показатели цветения *Caltha palustris*

Период цветения растений	Сроки цветения растений	Число цветков за период цветения	Диаметр цветков, мм	Число дней цветения одного цветка
Весенний	С 3 IV по 25 IV	До 44	35—45	8—14
Осенний	С 12 IX по 30 X	До 20	25—30	12—19

Вахта трилистная *Menyanthes trifoliata* L. зацветает почти одновременно с калужницей болотной, цветет непродолжительно (табл. 2). Дает единичные семена. Касатик ложноаировый *Iris pseudacorus* L. цветет с середины апреля до середины мая (табл. 2). На длинном цветоносе раскрываются 8—12 желтых цветков до 9 см в диаметре. Продолжительность цветения каждого цветка 2 дня, на одном растении образуется до 65 цветков. Семена созревают в июле, т. е. через 80—90 дней от начала цветения. В водоеме касатик ложноаировый цветет только весной, а на сильно увлажненном участке сада цветение наблюдается дважды — весной и со второй половины июля до середины сентября. Это связано, видимо, с лучшими условиями произрастания в открытом грунте, чем в водоеме, где температура воды, естественно, значительно ниже температуры увлажненной почвы, а объем земли, насыпанной на бетонное дно водоема, меньше. Аир болотный *Acorus calamus* L. дает единичные соцветия весной и осенью, семян не образует (табл. 2). Камыш озерный *Scirpus lacustris* L. цветет с конца апреля до третьей декады сентября (табл. 2). Семена созревают через месяц от начала цветения. Кубышка желтая *Nuphar lutea* (L.) Smith. цветет с середины апреля до середины августа (табл. 2 и 3). Семена созревают через месяц от начала цветения. Виды кувшинки *Nymphaea* европейско-азиатской группы цветут с конца апреля или с начала мая до середины октября. Только кувшинка чисто-белая *N. candida* J. et C. Presl. нашей репродукции цвела до середины сентября, а само материнское растение, завезенное из Подмосковья, цвело лишь в мае в течение двух недель (табл. 2). В коллекции имеются виды и гибридные формы кувшинок с белыми, желтыми, малиновыми и розовыми цветками. Все они дневного цветения. Каждый цветок в Душанбе цветет 4 дня, и лишь осенью в конце сентября последние цветки растягивают цветение до 5, иногда до 8 дней (табл. 2). Известно, что летом в Ташкенте цветки кувшинок цветут 3 дня (Мурдахаев, 1971), в Сочи — 3 дня (Баданова, 1968), в Тбилиси —

Таблица 2

Цветение некоторых микротермных прибрежно-водных растений в Душанбе (заштриховано) и в европейской части СССР (жирная черта)

Вид	Цветение растений по месяцам						
	1У	У	У1	УП	УШ	1Х	Х
Caltha palustris							
Menyanthes trifoliata							
Iris pseudacorus							
Acorus calamus							
Scirpus lacustris							
Nuphar lutea							
Nymphaea tetragona							
N. candida							
Typha latifolia							
T. laxmannii							
Nymphoides peltata							
Alisma plantago-aquatica							
Butomus umbellatus							
Lythrum salicaria							
Nelumbo nucifera							
Trapa natans							

7—9 дней (Капианидзе, 1973), в Ленинграде — 8—9 дней (Турдиев, 1961), в Филадельфии — 7—9 дней (Conard, 1905).

Каждый цветок кувшинок в первый день цветения открывается на 30—60 мин позднее и закрывается на 30—60 мин раньше, чем в последующие дни (рис. 1, *А*). Большие различия в динамике цветения отдельных цветков наблюдаются между летним и осенним периодами вегетации. Осенью процессы открытия и закрытия цветков более замедленные, что в целом увеличивает продолжительность цветения каждого цветка в течение дня на 2—2.5 ч по сравнению с летним периодом (рис. 1, *А*).

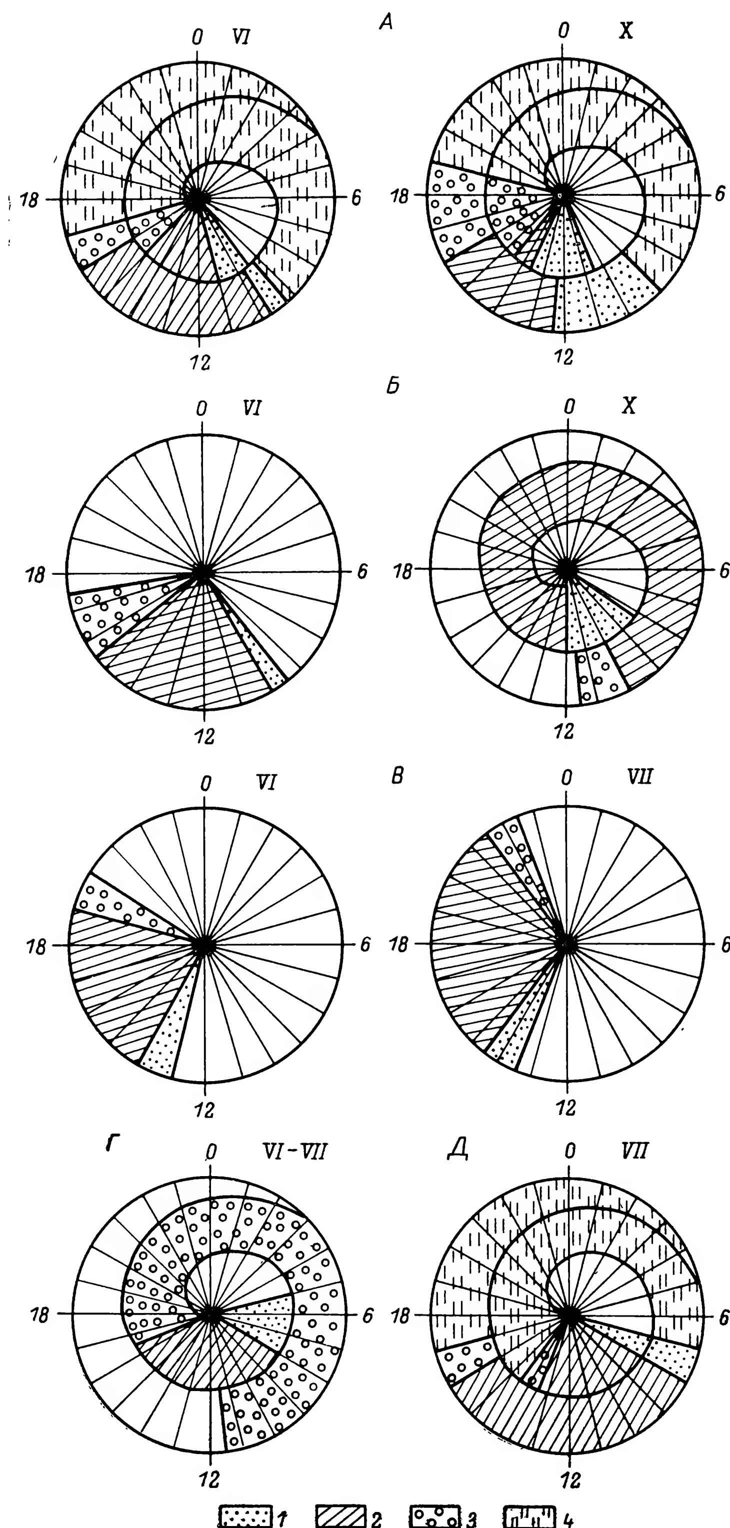


Рис. 1. Суточный ход цветения некоторых микротермных прибрежно-водных растений.

А — *Nymphaea marliacea rosea*, **Б** — *Nymphoides peltata*, **В** — *Alisma plantago-aquatica*, **Г** — ***Ludwigia hyssopifolia***, *Д* — *Nelumbo nucifera*. *Римские цифры* — месяцы наблюдения. *1* — период раскрытия цветков, *2* — период полностью открытых цветков, *3* — период закрытия цветков или опадания (увядания) лепестков, *4* — период закрытого цветка. При цветении цветка более суток принят спирально развертывающийся график. Начало открытия цветков в первые сутки смотреть от центра круга.

ТАБЛИЦА 3

Некоторые показатели цветения представителей сем. *Nymphaeaceae*

Вид	Сроки цветения растений	Число цветков за вегетационный период	Число цветков, раскрытых ежедневно	Диаметр цветков, см	Число дней цветения одного цветка	
					у основной массы цветков	у последних цветков
Nuphar lutea	С 18 IV по 13 VIII	9—12	1—3	4	8	—
Nymphaea candida (материнское растение)	С 9 по 23 V	7—8	1—5	6—7	4	5
N. candida (нашей репродукции)	С 7 V по 17 IX	33—51	1—5	9—11	4	5
N. tetragona	С 7 V по 2 XI	52—68	1—4	4—5	4	6—8
N. marliacea rosea	С 19 V по 10 IX	64—73	1—7	12—16 (20)	4	5
N. marliacea chromatela	С 28 V по 31 X	30—54	1—4	8—11	4	7
N. marliacea palchoriot	С 17 V по 15 X	58—72	1—8	12—14	4	5—6
N. caerulea	С 21 VI по 10 X	59	1—7	10—16	4	5
N. hybrida (*rubra*)	С 22 VI по 26 IX	35	1—5	10—12	4	5—7
N. capensis	С 3 VII по 3 X	21	1—3	10—14	4	5
N. colorata	С 3 VII по 5 X	105	1—12	6—13	4	5
N. lotus var. *dentata*	С 8 VII по 10 X	40	1—3 (6)	16—23	4	5
N. hitchcock	С 18 VII по 2 X	26	1—3	14—20	4	5
N. rubra	С 23 VII по 24 XI	18	1—2 (4)	16—20	4	5
Victoria cruciana	С 25 VI по 15 IX	12—20	1	21—22	2	—

Н. В. Капианидзе (1973) составил таблицу по данным июньского цветения кувшинок в Филадельфии, Ленинграде, Тбилиси; для сопоставления мы добавили данные, полученные в Душанбе (табл. 4). Из таблицы видно, что про-

ТАБЛИЦА 4

Часы цветения кувшинок на разных географических широтах

Вид	Филадельфия, 40° с. ш.			Ленинград, 60° с. ш.		
	время раскрытия цветков	время закрытия цветков	период пребывания цветков в раскрытом состоянии, ч	время раскрытия цветков	время закрытия цветков	период пребывания цветков в раскрытом состоянии, ч
Nymphaea candida	6—7	14—15	8	7—8	16—17	9
N. marliacea rosea	—	—	—	9—10	19—20	10
N. caerulea	7—8	12—13	5	9—10	16—17	7
N. lotus var. *dentata*	19—20	11—12	16	—	—	—

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Вид	Тбилиси, 41° с. ш.			Душанбе, 39° с. ш.		
	время раскрытия цветков	время закрытия цветков	период пребывания цветков в раскрытом состоянии	время раскрытия цветков	время закрытия цветков	период пребывания цветков в раскрытом состоянии
Nymphaea candida	7—8 ч	14 ч 20 м — — 15 ч 10 м	7 ч 15 м	7—8 ч	14 ч 20 м — — 15 ч 10 м	7 15
N. marliacea rosea	9—10	17—18 ч	8 ч	9 ч 10 м — — 9 ч 50 м	16—17 ч	7 10
N. caerulea	9 ч 30 м — 10	15 ч — — 16 ч 30 м	5 ч 30 м	9 ч 10 м — — 10 ч	15 ч 30 м — — 16 ч 30 м	5 30
N. lotus var. *dentata*	20—21 ч	12 ч — — 12 ч 30 м	16 ч	20—21 ч	11 ч 30 м — — 12 ч 30 м	15 30

должительность (в часах) пребывания цветков кувшинок в открытом состоянии в течение суток в Душанбе, Тбилиси и Филадельфии почти одинакова, значительно отличается от них продолжительность цветения в Ленинграде.

Таким образом, мы видим, что цветение отдельных цветков кувшинок зависит от географического положения района выращивания, от времени года и от возраста цветка. Кувшинки в Душанбе цветут обильно и продолжительно (табл. 2). Семена созревают через месяц. Гибридные кувшинки и кувшинка чисто-белая нашей репродукции семян не дали.

Следующая группа микротермных растений бутоны с осени не закладывает, чем обусловлено сравнительно позднее их зацветание.

Рогоз широколистный *Typha latifolia* L., рогоз слоновый *T. elephantina* Roxb. и рогоз Лаксмана *T. laxmannii* Lepech. цветут в мае—июне. Первым из них зацветает рогоз широколистный, последним — рогоз Лаксмана (табл. 2). Созревают семена через 4—5 месяцев, и красивые коричневые соплодия все лето украшают растения. Обсеменяются рогозы постепенно — с конца сентября до конца ноября.

Болотоцветник щитолистный *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze цветет с конца мая до середины октября (табл. 2). Желтые цветки собраны в зонтиковидные соцветия в пазухах листьев. В одном соцветии одновременно цветут от 1 до 3 цветков, каждый из которых до 4.5 см в диаметре. На растении в один день в цветении обнаруживается до 40 и более цветков. Продолжительность цветения одного цветка в июне 8 ч, а в октябре — целые сутки (рис. 1, *Б*). Семена созревают через 35—40 дней от начала цветения. В летний период у большинства водных растений, в том числе и у болотоцветника щитолистного, происходит усиленное нарастание вегетативной массы, в связи с чем, несмотря на обильное цветение, образуется очень мало семян. Число их увеличивается к осени, что связано, видимо, с ослаблением вегетативного размножения в этот период (Федченко, 1949; Кожевников, 1950; Серебряков, Галицкая, 1952; Мяло, 1960; Мурдахаев, 1970).

Стрелолист трилистный *Sagittaria trifolia* L. и стрелолист ланцетолистный *S. lancifolia* L. цветут с начала июня до середины октября, цветки белые. У этих растений не обнаружен заметный зимний рост. У стрелолиста трилистного часто соцветие ветвится на 2—3 побега. У стрелолиста ланцетолистного соцветие не имеет ответвлений. Раскрытие цветков в соцветии идет снизу вверх. Цветение одного цветка длится 18 ч (с 5 до 23 ч). Первыми зацветают женские цветки, которые выглядят более декоративно, чем мужские, так как они цветут дружнее. Хотя диаметр мужских цветков на 3—5 мм больше диаметра женских, цветут они единично, отчего декоративность цветения снижается. Одно растение развивает 8—10 соцветий (табл. 5). Семена созревают через 40 дней от начала цветения.

Частуха подорожниковая *Alisma plantago-aquatica* L. (табл. 2) зацветает в конце мая—начале июня, цветет до конца августа. Она имеет крупное метельчатое пирамидальной формы соцветие. Цветки мелкие, до 0.5—0.6 см

ТАБЛИЦА 5

Некоторые показатели цветения представителей рода *Sagittaria* и *Butomus umbellatus*

Вид	Сроки цветения растений	Число соцветий за вегетационный период	Число соцветий, цветущих ежедневно	Соцветие: длина, см	Соцветие: число дней цветения	Соцветие: число цветков, муж.	Соцветие: число цветков, жен.	Соцветие: число цветков, ежедневно цветущих, муж.	Соцветие: число цветков, ежедневно цветущих, жен.	Цветок (диаметр, см), муж.	Цветок (диаметр, см), жен.	Число дней цветения одного цветка
Sagittaria trifolia	С 3 VI по 30 VIII	8—10	1—2	До 150	8—20	30—45	15—23	1—7	9—14	2.5	2.2	1
S. lancifolia	С 1 VI по 30 IX	7—8	1—2	До 125	8—10	9—12	12—19	1—2	1—17	4.5	4.0	1
Butomus umbellatus	С 25 V по 31 VIII	20—40	1—15	6—10 *	7—15	20—33		1—19		2.2		2—4

* Диаметр соцветия

в диам., белые или чуть розовые, каждый цветок цветет один день. В июне цветение начинается в 13 ч и продолжается всего 6—7 ч: к 20 ч лепестки вянут. В июле начало цветения запаздывает на 1.5 ч, но продолжительность его увеличивается до 8 ч (рис. 1, *В*). Цветки в соцветии распускаются постепенно в течение нескольких дней. В период массового цветения соцветия частухи подорожниковой имеют красивый ажурный вид. Семена в большом числе созревают в августе. Обсеменение продолжается до середины января и позже.

Людвигия иссополистная *Ludwigia hyssopifolia* (G. Don) Exell. цветет обильно с июня до конца сентября. Цветки до 2.5 см в диам., ярко-желтые. Один цветок цветет в течение 12 ч (рис. 1, *Г*). Семена созревают через месяц после начала цветения.

Сусак зонтичный *Butomus umbellatus* L. цветет с конца мая до конца августа (табл. 5). Образует до 40 соцветий, из которых ежедневно цветет не более 15. В соцветии свыше 30 бело-розовых цветков. Интенсивно размножаясь вегетативно, семян в условиях Душанбе не дает.

Дербенник иволистный *Lythrum salicaria* L. цветет с середины июня до конца августа. Цветки мелкие, до 1 см в диам., собраны в длинное (50 см) соцветие. Цветение идет постепенно снизу вверх, так что цветущая часть соцветия составляет не более 25 см. В Душанбе дербенник иволистный цветет 3 месяца— на месяц дольше, чем в европейской части СССР (табл. 2). Семена созревают и постепенно осыпаются с сентября. Весной появляется много самосева.

У лотоса орехоносного *Nelumbo nucifera* Gaertn. цветочные почки закладываются в августе—сентябре, но зимой погибают. Бутоны образуются на молодых, отрастающих весной корневищах. Цветет с конца первой декады июня до конца второй декады сентября. За вегетационный период одно растение дает 10—12 розовых цветков до 20 см в диаметре. Одновременно в раскрытом состоянии находятся от одного до трех цветков. Каждый цветок цветет 3 дня, закрываясь на ночь. Цветки раскрываются в 7 ч утра, закрываются в первый день цветения к 14 ч 30 м, во второй и третий — к 17 ч (рис. 1, *Д*). Плоды созревают через 35—40 дней после начала цветения.

Из микротермных растений в конце июня—июле позже всех зацветают однолетники — водяной орех *Trapa natans* L. (табл. 2) и эвриала устрашающая *Euryale ferox* Salisb.

Цветение микротермных растений, по нашим наблюдениям в г.Душанбе (табл. 2), значительно отличается от цветения их в европейской части СССР (Федченко, 1934; Комаров, 1937; Рычин, 1948; Бобров, 1952). Как правило, в Душанбе цветение начинается раньше и заканчивается позже, что связано с длинным и жарким летом, т. е. с более длительным периодом вегетации.

Макротермные виды высаживают в открытый водоем в апреле—мае, когда температура воды не ниже 17—20°, в связи с этим они начинают цвести позже микротермных, за исключением видов, зацветающих в водоеме закрытого грунта еще до выноса их в открытый водоем. К ним относится эйхорния толсточерешковая *Eichhornia crassipes* Solms., которая зацветает в оранжерее в середине апреля. После выноса в открытый водоем цветение на некоторое время прекращается, возобновляется с середины мая и продолжается до середины октября. Соцветие от 8 до 12 см длиной при выращивании в открытом водоеме и до 26 см — в оранжерее несет от 5 до 10 светло-фиолетовых цветков до 6 см в диаметре. Каждый цветок цветет в течение одного дня. Цветение идет снизу вверх. Верхние цветки отцветают на второй день. Наибольшее число соцветий в водоеме наблюдается с конца июня до середины октября. Это объясняется тем, что к осени растений становится больше, они развиваются лучше и цветут не один, а два дня (рис. 2, *А*). Семян образуется очень мало, а летние соцветия их совсем не дают. Семена завязываются с осени, что обусловлено, вероятно, снижением интенсивности вегетативного размножения в этот период.

Гидроклейс кувшинковидный *Hydrocleis nymphoides* Buchen. цветет с начала июня до конца октября. Цветки 6 см в диаметре, лимонно-желтые. Цветут в дневное время в течение 9.5 ч. Осенью отдельные цветки цветут целые сутки (рис. 2, *Б*). Интенсивно размножаясь вегетативно, семян растения не дают.

Красочно и обильно цветут с июня до середины октября (табл. 3) макро-

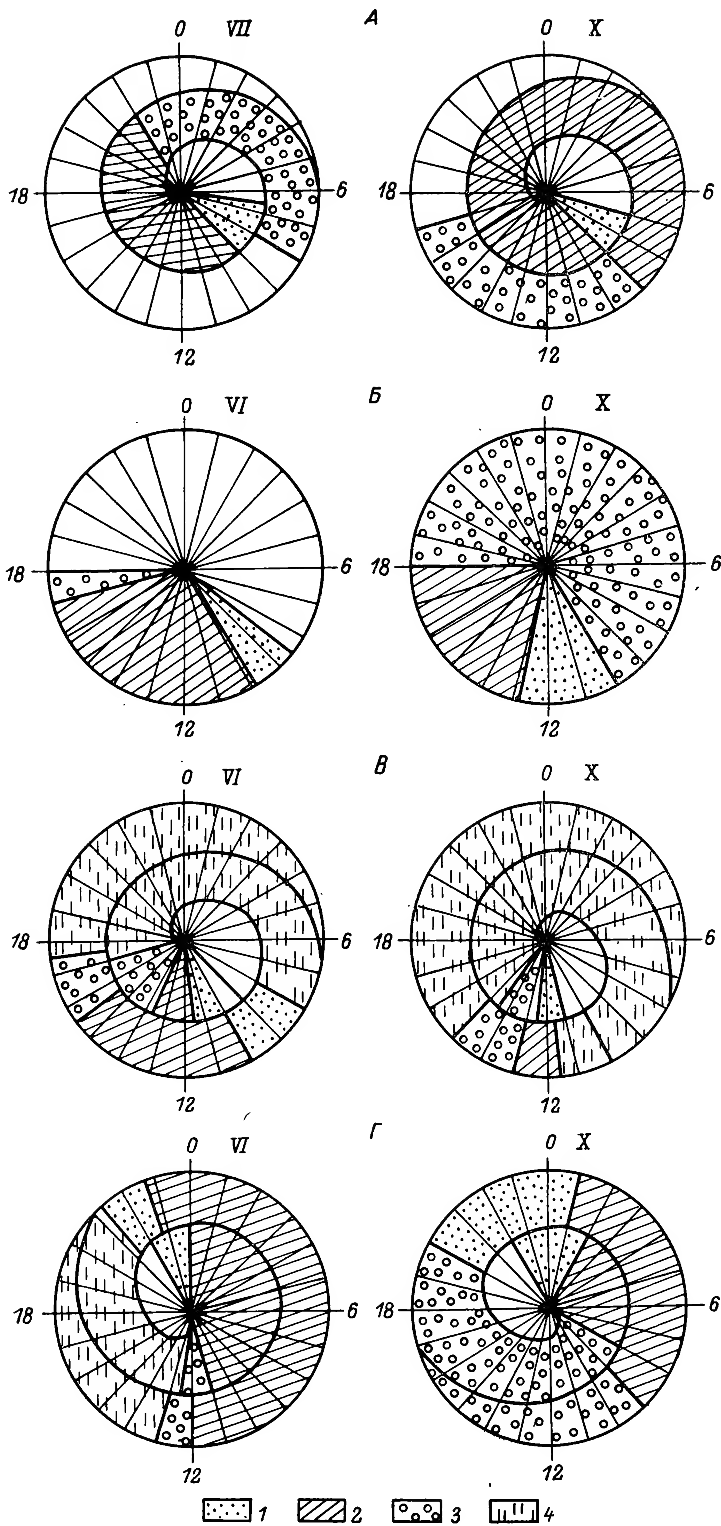


Рис. 2. Суточный ход цветения некоторых макротермных прибрежно-водных растений.

А — *Eichhornia crassipes*, *Б* — *Hydrocleis nymphoides*, *В* — *Nymphaea caerulea*, *Г* — *N. lotus* var. *dentata*. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

термные кувшинки *Nymphaea* с голубыми, синими, белыми, розовыми и малиновыми цветками. Они делятся на виды с дневным и ночным цветением. К первым относятся кувшинка голубая *Nymphaea caerulea* Savign., кувшинка капская *N. capensis* Thunb., кувшинка окрашенная *N. colorata* Peter. Ко вторым — кувшинка лотус разновидность зубчатая *N. lotus* var. *dentata* Schum., кувшинка хичкокк *N. hitchcock* J., кувшинка красная *N. rubra* Roxb. и кувшинка гибридная (красная) *N. hybrida* (*rubra*). Рассматривая продолжительность цветения отдельных цветков в днях (табл. 3) и часах (рис. 2, *В* и *Г* и табл. 4), мы видим, что все сказанное в этом плане о кувшинках микротермных относится и к кувшинкам макротермным. Все тропические кувшинки дают много семян, созревающих через месяц от начала цветения. Часто происходит самосев. В осенний период (сентябрь—октябрь) у *N. lotus* var. *dentata* и у *N. hitchcock* отдельные цветки видоизменяются и их завязи преобразуются в клубни. Ал. А. Федоров и др. (1962) объясняют это неблагоприятными условиями. Осенний период в Душанбе для тропических кувшинок, видимо, достаточно труден.

Позже всех, с середины июля (редко с конца июня) зацветает виктория Круса *Victoria cruciana* Orbign. Цветет до середины сентября (табл. 3). О биологии ее развития и цветения мы сообщали ранее (Манохина, 1975).

Проанализировав цветение и плодоношение прибрежно-водных растений в условиях Центрального Таджикистана, отметим, что растения бореального происхождения — калужница болотная и вахта трилистная — дают мало семян. Получить от них потомство нам не удается. Плохо размножаются они и вегетативно. Видимо, условия Душанбе им не совсем подходят. За исключением этих двух все приведенные в статье виды можно рекомендовать для озеленения водоемов в городах и поселках предгорной части Центрального Таджикистана.

ЛИТЕРАТУРА

Б а д а н о в а К. А. (1968). Изучение ассортимента и агротехники выращивания нимфейных на Черноморском побережье большого Сочи. Автореф. канд. дис. Сухуми. — Б о б р о в Е. Г. (1952). Сем. Вахтовые — *Menyanthaceae* J. Don. В кн.: Флора СССР, 18, М.; Л., Изд. АН СССР. — К а п и а н и д з е Н. В. (1973). Биоэкология некоторых декоративных водных растений в условиях Тбилиси. Автореф. канд. дис. Тбилиси. — К о ж е в н и к о в А. В. (1950). Перезимовка водных растений. В кн.: Весна и осень в жизни растений. М., Изд. МОИП. — К о м а р о в В. Л. (1937). Сем. Кувшинковые — *Nymphaeaceae* D. C. В кн.: Флора СССР, 7. М.; Л., Изд. АН СССР. — М а н о х и н а Р. П. (1975). Опыт культуры виктории Круса — *Victoria cruciana* Orbign. в открытых водоемах Таджикистана. ДАН ТаджССР, 18, 5. — М а н о х и н а Р. П. (1980). Фенология декоративных прибрежно-водных растений в Душанбе. Бот. ж., 65, 11. — М у р д а х а е в Ю. М. (1970). Интродукция водяного гиацинта — *Eichhornia crassipes* Solms. в открытые водоемы ботанического сада АН УзССР и его биоморфология. В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, 7. Ташкент, ФАН УзССР. — М у р д а х а е в Ю. М. (1971). Интродукция некоторых представителей кувшинковых — *Nymphaeaceae* D. C. в открытые водоемы Ташкентского оазиса. Автореф. канд. дис. Ташкент. — М я л о Е. Г. (1960). К экологии прибрежно-водных растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 6. — Р ы ч и н Ю. В. (1948). Флора гигрофитов. М., Сов. наука. — С е р е б р я к о в И. Г., Г а л и ц к а я Т. М. (1952). К биологии сезонного развития болотных растений Подмосковья в связи с условиями их жизни и происхождения. Учен. зап. Моск. гор. пед. инст. им. В. П. Потемкина, 19, 1. — Т у р д и е в С. Ю. (1961). Нимфейные и биологические основы их культуры. В кн.: Интродукция растений и зеленое строительство. 6. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Ф е д о р о в Ал. А., К и р п и ч н и к о в М. Э., А р т ю ш е н к о З. Т. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений (стебель и корни). М.; Л., Изд. АН СССР. — Ф е д ч е н к о Б. А. (1934). Сем. Рогозовые — *Typhaceae* J. St. Hil. и сем. Сусаковые — *Butomaceae* S. F. Gray. В кн.: Флора СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ф е д ч е н к о Б. А. (1949). Высшие растения. В кн.: Жизнь пресных вод СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — C o n a r d H. S. (1905). The waterlilies, a monograph of the genus *Nymphaea*. Washington.

Ботанический сад Института ботаники
АН Таджикской ССР,
Душанбе.

Получено 11 VIII 1980.

УДК 581.9 : (252.62) 235.31

И. В. Чернядьева

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ГОРНЫХ ТУНДР СЕВЕРО-ЗАПАДА ПЛАТО ПУТОРАНА

I. V. CHERNJADJEVA. THE VEGETATION OF THE MOUNTAIN TUNDRAS OF THE NORTH-WEST OF THE PUTORANA PLATEAU

Исследованы структура и состав растительного покрова горных тундр плато Путорана в районе оз. Капчук. Выделены 8 основных формаций, приведены данные об их распространении, структуре и экологической принадлежности. Рассмотрены эколого-ценотические ареалы формаций по отношению к двум факторам среды — степени увлажнения и каменистости.

Первые краткие сведения о растительности плато Путорана были опубликованы Ф. В. Самбуком (1937), в дальнейшем беглый обзор растительного покрова этого района дали Л. В. Шумилова (1949), Ю. П. Пармузин (1959), О. Н. Мироненко (1968).

В работах последних лет более подробно освещаются вопросы структуры и состава растительного покрова, приводятся общие описания типов растительности, аннотированные списки сосудистых растений (Водопьянова, 1975, 1976; Мироненко, 1975; Куваев, 1975, 1976; Малышев, 1976; Махаева, 1976; Андрулайтис и др., 1976; Петроченко, 1976, и др.). Тем не менее район Путорана остается недостаточно исследованным.

Цель данной статьи — дать геоботаническую характеристику горных тундр северо-запада плато Путорана в районе оз. Капчук: установить их разнообразие, структуру и связи с условиями местообитаний. Исследование проводилось в составе Полярной комплексной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР под руководством Б. Н. Норина.[1]

Плато Путорана представляет собой наиболее приподнятый и сильно расчлененный северо-западный участок Средне-Сибирского плоскогорья и простирается от Северного Полярного круга до 71° с. ш. и от 88 до 101° в. д. Это сильно расчлененная базальтовая платформа с резко очерченными краями, приподнятая на 900—1100 м над ур. м. Поверхность плато относительно выровнена, отдельные уступы редко превышают 20 м.

Вся горная страна расположена в области многолетней мерзлоты. В условиях холодного континентального климата с избыточным увлажнением и мерзлотой на плато образуются маломощные слабоаэрируемые почвы с высокой степенью оглеенности и каменистости.

Плато Путорана расположено в континентальной области субарктического климатического пояса СССР (Алисов, 1979). Период с положительной летней температурой наступает здесь в середине июня, его продолжительность не превышает 85 дней. Сумма активных температур выше 10 °С — около 400°. Максимальные температуры могут достигать 30—38 °С (Пармузин, 1979). Температура воздуха зимой в среднем составляет —30—40, достигая иногда —65—69 °С (Пармузин, 1975). Период со снежным покровом длится 200—230 дней. Высота снежного покрова неравномерна: с вершины плато сильными ветрами снег сдувается в распадки, где образуются большие снежные забои, на выпуклых поверхностях рельефа снег почти отсутствует, скапливаясь лишь в небольших западинках.

Длительный зимний антициклон, кратковременность теплого периода и относительное малое содержание влаги в холодных арктических массах воздуха обусловливают количество осадков от 100 до 700 мм/год, $^2/_3$ которых выпадает в виде дождей за короткий теплый период. В результате малого испарения (от 100 до 200 мм/год) территория плато относится к избыточно влажным (Пармузин, 1975).

---

[1] Хочу выразить искреннюю благодарность за ценные указания Б. Н. Норину, а также Ю. П. Кожевникову за определение сосудистых растений.

Растительность гор Путорана делится на следующие высотные пояса: лесной, подгольцовый и гольцовый. Лесной пояс занимает нижнюю часть склонов; подгольцовый, узкий (иногда отсутствует) размещается в верхней трети склонов; на склонах, примыкающих к вершинам, и на плоских вершинах расположен гольцовый пояс. Подгольцовый пояс обычно отграничен от гольцового скалистыми уступами и каменистыми осыпями, на которых сосудистых растений нет. Протяженность гольцового пояса по вертикали невелика, он занимает верхние части склонов начиная с высоты 650—850 м над ур. м. (Водопьянова, 1975).

В гольцовом поясе северо-запада плато Путорана распространены кустарничковые (с *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, *Salix polaris*),[2] травяные (с *Carex arctisibirica*) и мохово-лишайниковые тундры. Кустарниковые тундры отсутствуют. Небольшие площади занимают минеральные осоковые и мохово-осоковые болота. На щебнистых участках распространены открытые группировки, т. е. растительность на них не сформирована в фитоценозы.

Тундровые растительные группировки на вершинах плато занимают небольшие площади — от отдельных пятен 1—2 м^2 до площадей 0.25—1.0 га, которые отделены друг от друга каменистыми и щебнистыми участками без высших растений. В целом растительность покрывает не более 30% всей площади.

Распределение растительности неравномерно. Центральные части отрогов плато с приподнятой поверхностью занимают щебнисто-каменистые россыпи, часто образующие полигональные структуры. Здесь условия существования для растений крайне неблагоприятны (недостаточное увлажнение, бесснежие, высокая степень каменистости), в результате чего растительный покров сильно разрежен и представлен участками полигональных и куртинных тундр. По краям отрогов растительность развита лучше. В наиболее благоприятных условиях формируются пятнистые тундры, а в понижениях встречаются небольшие участки 10 (30)×10 (40) м со сплошным растительным покровом. На пологих склонах (крутизна не более 5—7°) рядом с тающими снежниками развиваются эрозионно-солифлюкционные полосчатые тундры.

Наиболее характерными чертами растительных сообществ тундр, как указывает Б. А. Тихомиров (1956), являются их малоярусность, мозаичность структуры и комплексность распределения. Наибольший запас биомассы растений располагается в тонком приземном слое и в самом верхнем горизонте почвы.

В исследованных сообществах различаются два яруса — мохово-лишайниковый и травяно-кустарничковый. Мохово-лишайниковый ярус высотой 2—5 см однороден. Высота травяно-кустарничкового яруса колеблется от 3—7 до 10—20, иногда — 30 см; в нем выделяются соответственно два подъяруса. Первый, высотой 7—20 (до 30)см, как правило, сильно разрежен. Второй (3—7 см) обычно сомкнут и формирует основу дернины, часто общую со мхами и лишайниками. В ряде случаев (некоторые дриадовые, ивковые тундры) ярусность не выражена.

Сложность строения, пестрота растительности проявляются в горизонтальной структуре. На основе исследованного материала нами на северо-западе плато выделены 5 основных типов строения растительного покрова: 1) открытые группировки, 2) полигональные тундры, 3) куртинные тундры, 4) пятнистые тундры, 5) тундры со сплошным растительным покровом.

1. Открытые группировки. На открытых обдуваемых поверхностях с сильно каменистыми почвами при недостаточном увлажнении растения, не формируя фитоценозы, образуют открытые группировки (рис. 1). Такие агрегации широко распространены на плато, в частности на полигональных многоугольниках. В открытых группировках растительность крайне разрежена, отдельные растения не влияют друг на друга. Общее проективное покрытие не превышает 10%. Растительный покров представлен отдельными растениями, куртинками, пятнами мхов и лишайников, разбросанными среди щебня. Ярусность не выражена.

---

[2] Названия сосудистых растений приводятся согласно С. К. Черепанову (1973).

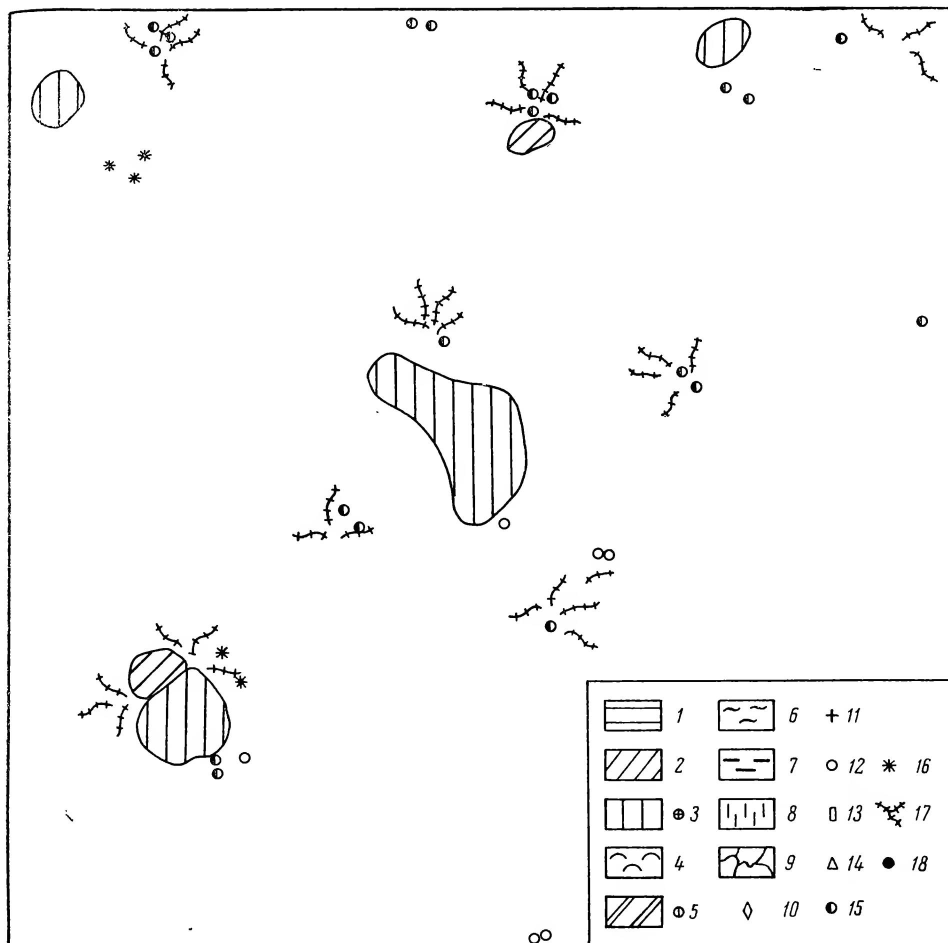


Рис. 1. Открытая группировка (агрегация). Площадка 5×5 м.

1 — *Dryas octopetala*, 2 — *Salix polaris*, 3 — *Deschampsia caespitosa* ssp. *orientalis*, 4 — *Polygonum bistorta* s. l., 5 — *Arctagrostis latifolia*, 6 — *Novosieversia glacialis*, 7 — *Cetraria islandica*, *C. delisei*, *C. cucullata*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Alectoria ochroleuca*, *Stereocaulon alpinum*, 8 — *Dicranum bonjeanii*, *D. spadiceum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Andreaea rupestris*, *Racomitrium canescens*, *R. lanuginosum*, 9 — каменная россыпь, 10 — *Lagotis minor*, 11 — *Pachypleurum alpinum*, 12 — *Luzula nivalis*, *L. confusa*, 13 — *Equisetum arvense*, 14 — *Cardamine bellidifolia*, 15 — *Oxyria digyna*, 16 — *Myosotis palustris*, 17 — *Cerastium beeringianum* ssp. *beeringianum*, *C. jenisejense*, 18 — *Saussurea tilesii*.

Видовой состав группировок крайне беден. Число видов на пробной площади 10×10 м колеблется от 8 до 15. Наиболее часто встречаются *Lagotis minor*, *Deschampsia caespitosa ssp. orientalis*, *Rumex arcticus*, *Oxyria digyna*, *Myosotis suaveolens*, *Ditrichum flexicaule*, *Racomitrium canescens*, *R. lanuginosum*, *Cetraria cucullata*, *C. tilesii*, *Stereocaulon alpinum*.[3]

2. Полигональные тундры. Образование полигональных тундр связано со сложными морозными явлениями, в результате которых образуются структуры каменных многоугольников: выпуклые щебнистые пятна, окруженные каменистыми полосами. В районе исследования встречаются в основном полигональные структуры с шириной каменистых полос от 0.5 до 3 м (камни диаметром 20—150 см) и с поперечником щебнистых пятен от 0.5 до 2 м (рис. 2).

Растительность образует дернину по краю щебнистых пятен. Дернина бордюром окаймляет пятна полностью или фрагментарно. Проективное покрытие растений на пятнах колеблется от 10 до 50%. В формировании дернины могут принимать участие *Salix polaris*, *Dryas octopetala*, *Carex arctisibirica*, *Ditrichum*

[3] При определении мхов большую помощь оказали Р. Вильде и Е. Н. Андреева, за что приношу им искреннюю благодарность. Названия лишайников приводятся согласно А. В. Домбровской (1970), мхов — согласно W. C. Steere (1978).

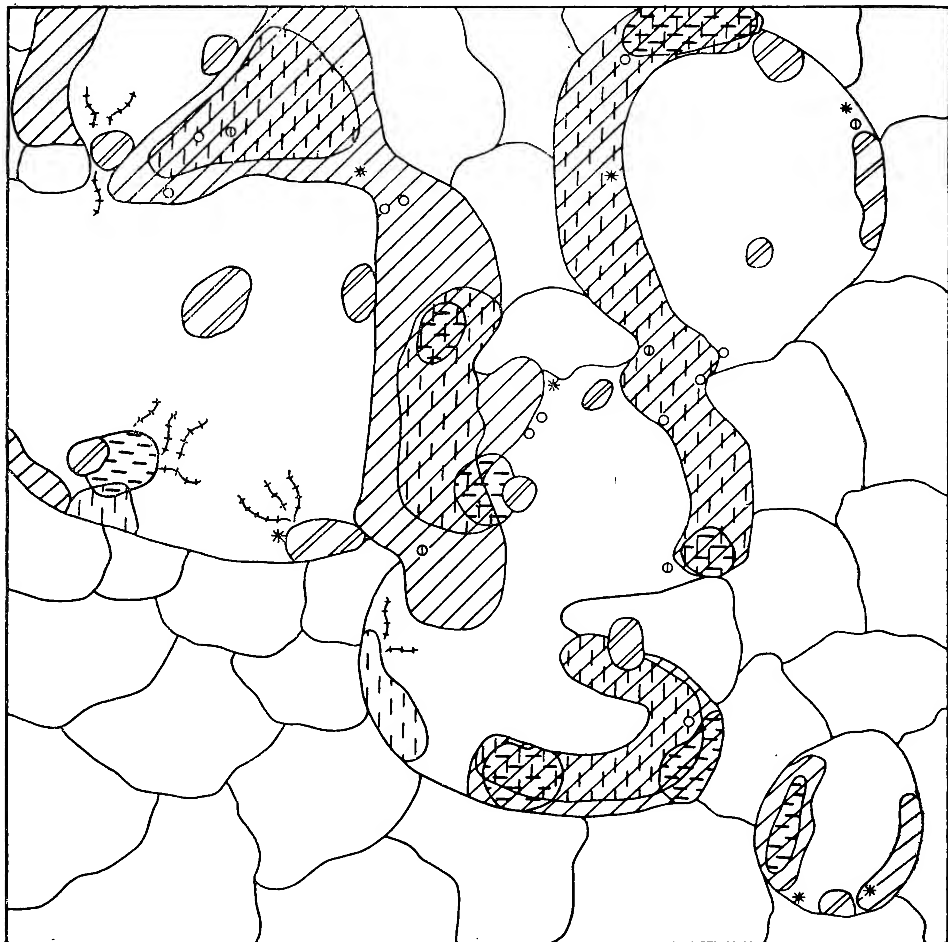


Рис. 2. Полигональная ивковая тундра. Площадка 5×5 м.

Здесь и на рис. 3—5 условные обозначения те же, что на рис. 1.

flexicaule, *Dicranum bonjeanii*, *D. spadiceum* и др. Часто пятна лишены растительного бордюра и на них произрастают лишь отдельные растения, разбросанные по щебню (проективное покрытие < 1%).

3. Куртинные тундры (рис. 3) имеют проективное покрытие 20—30%. Развитие куртинных тундр связано с суровыми условиями существования (недостаточное увлажнение, бесснежие, высокая степень каменистости грунтов). Растения образуют отдельные куртинки диаметром от 30 до 100 см, расположенные на расстоянии 20—150 см друг от друга среди щебня и небольших камней. При ухудшении условий существования связь между отдельными куртинками полностью отсутствует и возникают структуры, близкие к открытым группировкам. В формировании структур куртинных тундр принимают участие *Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *Deschampsia caespitosa* ssp. *orientalis*, *Novosieversia glacialis*, *Racomitrium canescens*, *Dicranum spadiceum*, *Cetraria islandica*, *Alectoria ochroleuca*, *A. divergens*. На пробную площадь приходится от 4 до 23 видов.

4. Пятнистые тундры образуются при более благоприятных условиях. Общее проективное покрытие растениями колеблется от 30 до 70%. Структура этих тундр характеризуется наличием щебнистых пятен неправильной формы, возникающих в результате криогенных процессов, а также вследствие общей высокой каменистости грунта, характерной для горных почв.

Щебнистые пятна размером 20 (150)×20 (150) см окружены полосами растительности, возвышающимися над пятнами на 5—20 см (рис. 4). При проектив-

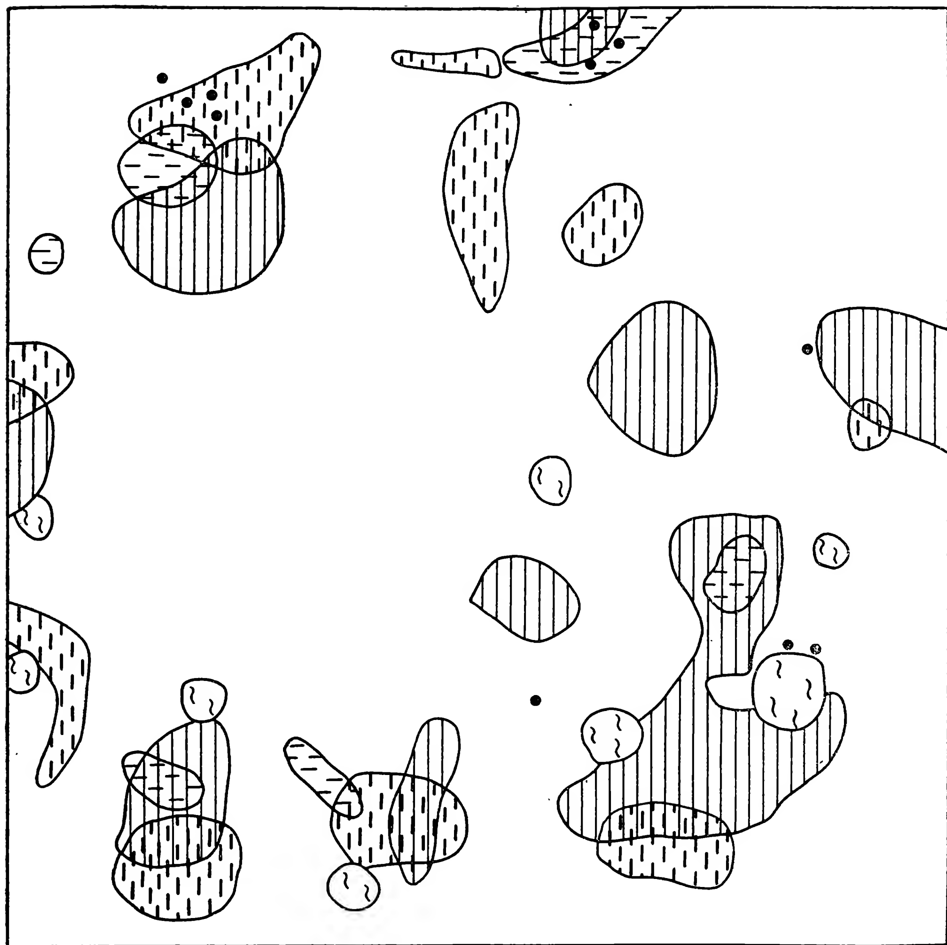


Рис. 3. Куртинная лишайниково-дриадовая тундра. Площадка 5×5 м.

ном покрытии 30—40% непрерывность полос растительности частично нарушается и образуются тундры, переходные между пятнистыми и куртинными.

Основу дернины образуют *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, *Carex arctisibirica*, *Racomitrium canescens*, *R. lanuginosum*, *Dicranum bonjeanii*, *D. spadiceum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare*, *Cetraria islandica*, *C. delisei*, *C. cucullata*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*.

Среди дернины ценозообразующих видов, а также на щебнистых пятнах присутствуют отдельные растения *Polygonum bistorta* s. l., *Saxifraga spinulosa*, *S. nelsoniana*, *Novosieversia glacialis*, *Pedicularis oederi*. На пробной площади 10×10 м растет от 15 до 32 видов.

Разновидностью пятнистых тундр являются эрозионно-солифлюкционные полосчатые тундры (рис. 5), в образовании которых, помимо вышеуказанных процессов, большую роль играют солифлюкционные и денудационные эрозионные процессы, связанные со стоком вод. В этих тундрах *Lagotis minor*, *Salix polaris*, *Drepanocladus uncinatus*, *Bryum* sp. формируют полосы шириной 20—100 см, длиной 3—20 м, расположенные вдоль по склону среди щебня.

5. Тундры со сплошным растительным покровом встречаются в небольших понижениях, где снеговой и водный режимы наиболее благоприятны. Как правило, такие участки не занимают больших площадей — 5 (20)×10 (30) м.

Сплошная растительная дернина (задернованность свыше 70%) изредка прерывается отдельными выступами камней до 10—15 см и щебнистыми пятнами. Бо́льшая часть поверхности бугорковая; бугорки неопределенной формы, размером 10(30)×15(30), высотой от 15 до 30 см. В формировании таких тундр

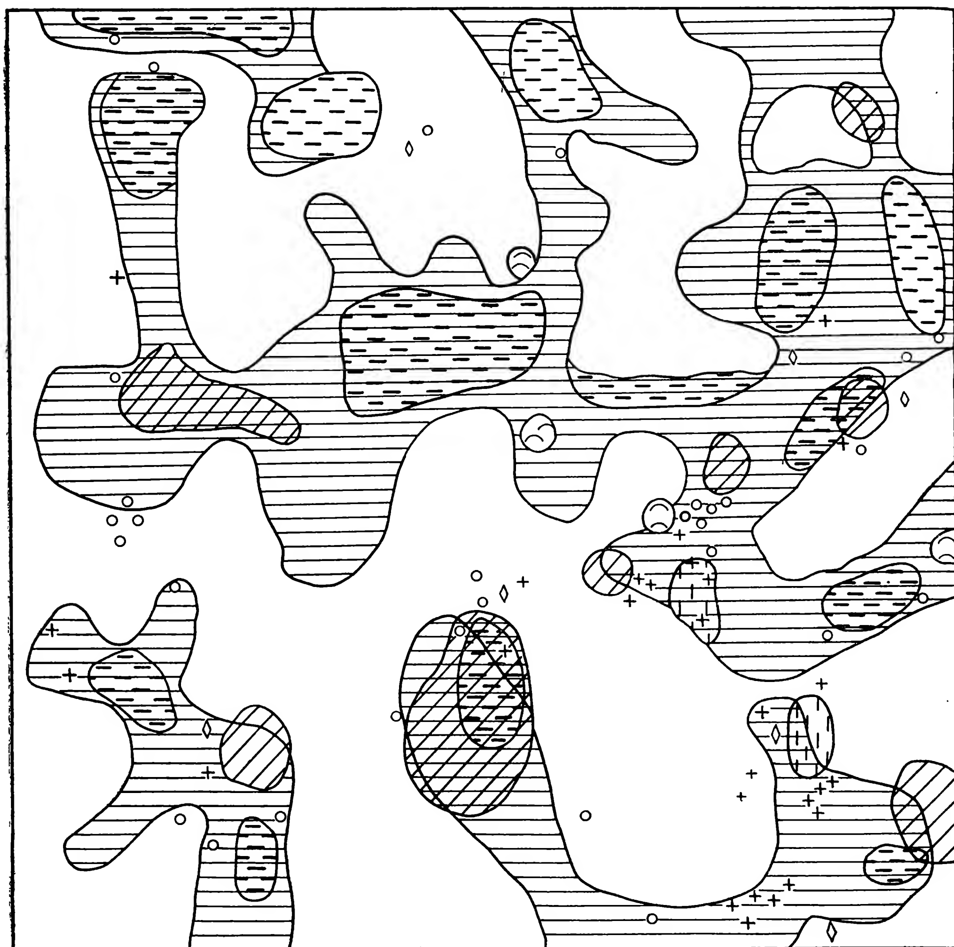


Рис. 4. Пятнистая лишайниково-дриадовая тундра. Площадка 5×5 м.

принимают участие осоковые, мохово-ивковые, мохово-хвощовые, дриадовые сообщества. На пробную площадь 10×10 м приходится от 20 до 38 видов.

Таковы основные формы строения растительных группировок плато.

В пределах тундрового типа растительности на плато мы выделяем 8 формаций. Ниже приводятся данные о распространении, структуре и экологической принадлежности каждой формации на северо-западе плато по данным 150 описаний растительности.

1. Формация Dryas octopetala. Дриадовые тундры представлены очень широко. Они распространены на сильно обдуваемых поверхностях плато, на дренированных почвах и занимают большие площади — 0.25 га и более — или встречаются небольшими участками. Нанорельеф хорошо выражен, высота бугорков 15—25, выступы камней достигают 100 см. Общее проективное покрытие в среднем составляет 20—40%, доходя до 80—85. Дриадовые тундры имеют куртинную, пятнистую, полигональную структуры и реже — сплошной растительный покров.

Для дриадовых тундр характерна мозаичность растительного покрова. Дриада обычно образует плотные куртины диаметром 20×100 см, которые чередуются с пятнами *Salix polaris*, *Carex arctisibirica*, *Cassiope tetragona*, *Novosieversia glacialis*, *Racomitrium canescens*, *R. lanuginosum*, *Dicranum bonjeanii*, *D. spadiceum*, *Hylocomium splendens*, *Drepanocladus uncinatus*, *Ptilidium ciliare*, *Cetraria islandica*, *C. delisei*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Alectoria ochroleuca*. Ярусность растительности выражена слабо.

2. Формация Salix polaris широко распространена на плато Путорана. Она занимает различные экологические ниши: как сухие, сильно обдуваемые бес-

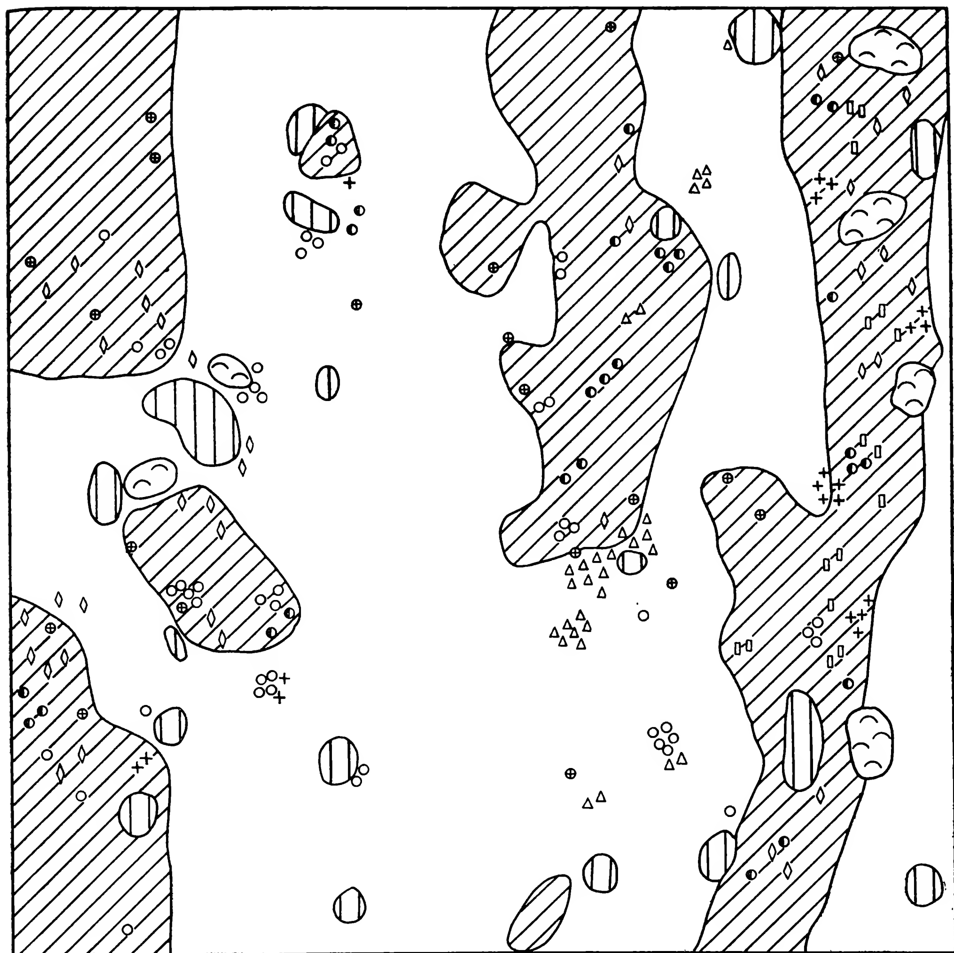


Рис. 5. Эрозионно-солифлюкционная полосчатая ивковая тундра. Площадка 5×5 м.

снежные возвышенности, так и переувлажненные понижения по краю ручьев и осоковых болот.

Ивковые тундры, как правило, не занимают больших пространств, площадь фитоценозов в среднем составляет 5 (10)×10 (15), изредка может достигать 20 (30)×30 (40) м. Нанорельеф хорошо выражен. Общее проективное покрытие растений колеблется от 20 до 100%.

Тундры с господством ивы полярной имеют куртинную, пятнистую, полигональную структуры, а также сплошной растительный покров. Ива, не являясь сильным эдификатором, образует неплотные куртины, часто с большой долей участия мхов и лишайников. Мозаичность растительного покрова на сухих, щебнистых почвах хорошо выражена. Куртины ивы чередуются с куртинами дриады, щучки, мхов, с пятнами лишайников. На переувлажненных местообитаниях наряду с ивой господствуют гигрофильные мхи (*Bryum* sp., *Brachythecium turgidum*, *Drepanocladus revolvens*), мозаичность плохо выражена, растительный покров однороден. Разделение растительности на ярусы отсутствует.

3. Формация Cassiope tetragona занимает значительные территории на плато в районе оз. Капчук. Сообщества этой формации расположены в основном по краю отрогов плато в местах, хорошо защищенных снегом, на каменистых почвах с недостаточным увлажнением. Фитоценозы с господством кассиопеи занимают небольшие площади — от отдельных пятен диаметром 3—10 до участков 10 (20)×20 (30) м. Проективное покрытие растений составляет 40—80% общей площади. Нанорельеф хорошо выражен, поверхность бугорковатая, бугорки высотой 15—25 см. Иногда попадаются каменистые участки шириной

до 4—5, причем выступы отдельных камней могут достигать 1.5 м. Мозаичность растительной дернины ярко выражена.

В вертикальной структуре выделяются два яруса: мохово-лишайниковый и травяно-кустарничковый. Высота мохово-лишайникового яруса 2—5 см. Травяно-кустарничковый ярус подразделяется на два подъяруса — 13—5 и 5—3 см высотой. Первый подъярус, довольно разреженный, составляют кассиопея, новосиверсия; во втором, создающем основу дернины, преобладают дриада, ива, камнеломки.

4. Формация Carex arctisibirica в районе наших исследований является одной из самых распространенных и занимает различные экологические ниши — от сухих каменистых возвышенностей до сильно увлажненных понижений по окраинам болот. Осоковые фитоценозы могут занимать сравнительно большие площади для горных тундр — 50 (70)×100 (150) м и больше, однако могут образовывать и небольшие участки диаметром 5—10 м. Проективное покрытие сильно варьирует — от 30 до 100%. Осоковые тундры могут иметь полигональную и пятнистую структуры, а также сплошной растительный покров. В ряде случаев растительность однородна — осоки с лишайниками и мхами формируют сплошной покров, среди которого разбросаны растения *Novosiversia glacialis*, однако чаще осока образует отдельные куртины, которые, чередуясь с куртинами дриады, ивы, злаков, создают мозаичность растительного покрова. Ярусность четко выражена — в первом ярусе (высотой до 15 см) преобладают *C. arctisibirica*, *C. misandra*, *C. melanocarpa*, *Arctagrostis latifolia*, *Cassiope tetragona*, *Polygonum bistorta* s. l., во втором (высотой до 5 см) — *Racomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium splendens*, *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*.

5. Формация Equisetum arvense. На плато Путорана хвощ редко образует самостоятельную формацию. Сообщества с господством *E. arvense* занимают небольшие площади и встречаются в сильно увлажненных понижениях, по краям болот, ручьев, в местах таяния снежников, где образуют полосчатые тундры или сплошной растительный покров. Мозаичность выражена слабо. Помимо хвоща, часто встречаются *Carex brunnescens*, *Deschampsia caespitosa* ssp. *orientalis*, *Salix reptans*, *Bryum* sp., *Calliergon sarmentosum*, *Drepanocladus revolvens*, *D. uncinatus*.

6. Формация Lagotis minor встречается редко и распространена на влажных почвах по берегам ручьев, болот, около снежников, занимая небольшие участки (5—15 м^2). По структуре и составу данная формация близка к предыдущей.

7. Формация Deschampsia caespitosa ssp. orientalis изредка встречается на сильно переувлажненных мелкоземистых почвах вдоль берегов ручьев. Фитоценозы образуют ленты 3 (5)×20 (7) м; 40—90% почвы покрыто моховым ковром, среди которого выделяются дернины щучки диаметром 30—60, высотой 20—40 см, с отдельными генеративными побегами до 70 см. Проективное покрытие щучки достигает 40—50%. Помимо нее, часто встречаются *Cerastium beeringianum*, *Lagotis minor*, *Bryum* sp., *Calliergon sarmentosum*, *Drepanocladus revolvens*, *D. uncinatus*.

8. Формация мохово-лишайниковая широко представлена на плато. Она занимает интенсивно обдуваемые бесснежные возвышенности с сильно каменистыми почвами. Как правило, фитоценозы не занимают площадей, больших чем 10 (5)×15 (10) м, часто встречаясь небольшими пятнами 1—3 м^2. Мохово-лишайниковые тундры имеют куртинную, пятнистую или полигональную структуры. Общее проективное покрытие в них от 20 до 50%. Мозаичность растительного покрова хорошо выражена. Пятна лишайников чередуются с куртинами мхов, дриады, кассиопеи, голубики, осок и др. Часто лишайники и мхи образуют единый ярус с дриадой или кассиопеей.

Выделение мохово-лишайниковой формации объясняется тем, что в структуре сообществ принимают почти равное участие лишайники и мхи, причем видовой состав мхов и лишайников так разнообразен, что выделить два-три доминантных вида очень трудно. Чаще других встречаются *Dicranum spadiceum*, *D. bonjeanii*, *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium splendens*, *Dicranoweisia crispula*, *Ditrichum flexicaule*, *Ptilidium ciliare*, *Andreaea rupestris* s. l., *Raco-*

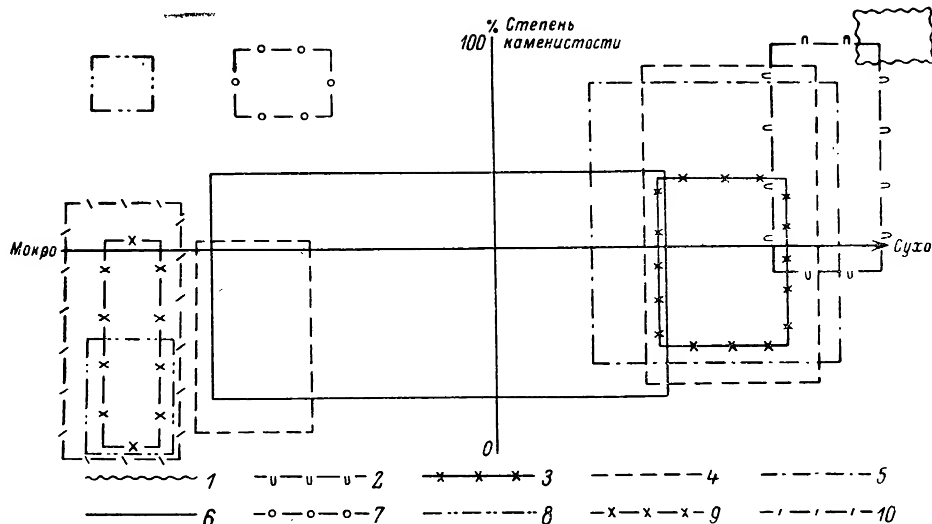


Рис. 6. Эколого-ценотические ареалы формаций.

1 — открытые группировки, 2 — формация мохово-лишайниковая, 3 — формация Cassiope tetragona, 4 — формация Salix polaris, 5 — формация Dryas octopetala, 6 — формация Carex arctisibirica, 7 — формация Lagotis minor, 8 — формация Equisetum arvense, 9 — формация Deschampsia caespitosa ssp. orientalis, 10 — формация Carex saxatilis и Carex aquatilis s. l.

mitrium canescens, *R. lanuginosum*, *Cetraria islandica*, *C. delisei*, *C. cucullata*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*, *Alectoria ochroleuca*, *Stereocaulon* sp.

Каждая формация занимает определенную экологическую нишу и имеет эколого-ценотический ареал.

Рассмотрим расположение эколого-ценотических ареалов формаций по отношению к двум (наиболее существенным в данных условиях) факторам среды — степени увлажнения и каменистости (рис. 6).

Из вышеописанных формаций на северо-западе плато Путорана мы выделили следующие ландшафтообразующие формации: формация Dryas octopetala, формация Carex arctisibirica, мохово-лишайниковая формация, а также агрегации.

Центральное положение занимает формация Carex arctisibirica, отличающаяся очень широким эколого-ценотическим ареалом. Сообщества с господством *C. arctisibirica* занимают местообитания со средним увлажнением и средней каменистостью, часто заходя в более влажные или сухие места. Произрастая в наиболее благоприятных условиях и образуя здесь тундры со сплошным растительным покровом, *C. arctisibirica* как наиболее сильный эдификатор вытесняет другие сообщества.

По мере увеличения сухости и каменистости почв ценозообразующая роль *C. arctisibirica* ослабевает. Постепенно усиливается роль дриады, которая становится доминирующим видом на малоснежных каменистых с недостаточным увлажнением участках, где образует пятнистые тундры. Эколого-ценотический ареал формации широкий — она господствует также и на среднеувлажненных почвах по краю осоковых болот и в сухих полигональных тундрах.

На сильно обдуваемых бесснежных участках с высокой степенью каменистости развиваются мохово-лишайниковые куртинные тундры, которые здесь замещают дриадовые фитоценозы. В наиболее суровых условиях растения, не формируя сообществ, образуют открытые агрегации.

По мере увеличения влажности осоковые тундры сменяются осоковыми болотами с господством *Carex saxatilis* и *C. aquatilis*, которые произрастают на сильно переувлажненных почвах.

Помимо эколого-ценотических ареалов основных ландшафтообразующих формаций, мы рассматриваем эколого-ценотические ареалы формаций, играющих второстепенную роль в сложении растительного покрова.

Фитоценозы формации Cassiope tetragona наряду с дриадовыми сообществами распространены на каменистых почвах с недостаточным увлажнением, но в отличие от последних предпочитают места, хорошо укрытые снегом.

Формация Salix polaris, имея разорванный эколого-ценотический ареал, встречается как на сухих малоснежных участках со средней и высокой каменистостью, так и на переувлажненных почвах, рядом с осоковыми болотами. Такой разрыв ареала можно объяснить вытеснением ивы *C. arctisibirica* из наиболее благоприятных местообитаний.

На сильно увлажненных почвах, по берегам ручьев и болот были отмечены сообщества Deschampsia caespitosa ssp. orientalis. В тех же условиях распространены фитоценозы формации Equisetum arvense, которые встречаются при каменистости 5—30 или 80—90%, и сообщества формации Lagotis minor, которые располагаются на переувлажненных почвах с каменистостью 70—80%.

ЛИТЕРАТУРА

Алисов Б. П. (1979). Климат СССР. М., Высш. школа. — Андрулайтис С. Ю., Водопьянова Н. С., Иванова М. М., Киселева А. А., Малышев Л. И., Петроченко Ю. М. (1976). Состав флоры Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, Наука. — Водопьянова Н. С. (1975). Растительность юго-запада гор Путорана. В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск, Наука. — Водопьянова Н. С. (1976). Растительность Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, Наука. — Домбровская А. В. (1970). Конспект флоры лишайников Мурманской области и северо-восточной Финляндии. Л., Наука. — Куваев В. Б. (1975). Растительность бассейна оз. Някшингда и ее высотное распределение. В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск, Наука. — Куваев В. Б. (1976). Очерк растительности южной части гор Путорана. В кн.: Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Новосибирск, Наука. — Малышев Л. И. (1976). Флористические исследования на плато Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, Наука. — Махаева Л. В. (1976). Очерк растительности окрестностей озер Глубокое и Кета. В кн.: Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Новосибирск, Наука. — Мироненко О. Н. (1968). Горные тундры бассейна р. Котуй (Эвенкия). Бот. ж., 53, 8. — Мироненко О. Н. (1975). Растительность юго-восточного сектора Путорана. В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск, Наука. — Пармузин Ю. П. (1959). Горы Путорана. В кн.: Вопросы физ. географии СССР. М., Изд. МГУ. — Пармузин Ю. П. (1975). Тундролесье как ландшафтно-озерный пояс Земли. В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск, Наука. — Пармузин Ю. П. (1979). Тундролесье СССР. М., Мысль. — Петроченко Ю. Н. (1976). Флористическое районирование Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, Наука. — Самбук Ф. В. (1937). Краткий очерк растительности Таймыра. Проблемы Арктики, I. — Тихомиров Б. А. (1956). Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л., Изд. АН СССР. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к флоре СССР (тт. I—XXX). Л., Наука. — Шумилова Л. В. (1949). Растительность Центрально-Сибирского плоскогорья. В кн.: Тр. II Всес. географ. съезда, 3, М. — Steere W. S. (1978). The mosses of Arctic Alaska. Vadus.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 VI 1981.

УДК 581.9 : 551.21 (571.66)

А. Н. Сидельников, В. А. Шафрановский

ЗАРАСТАНИЕ ПЕПЛОВО-ШЛАКОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ВУЛКАНА ТОЛБАЧИК (КАМЧАТКА)

A. N. SIDELNIKOV, V. A. SHAFRANOVSKY. REVEGETATION OF THE ASH AND CINDER DEPOSITS OF THE TOLBACHIK VOLCANO (KAMCHATKA)

Рассматривается процесс заселения высшими растениями рыхлого вулканогенного субстрата. Выделяются основные виды-пионеры. Приводятся данные о различных типах сукцессий в зависимости от расстояния до центра извержения.

Динамика растительного покрова под влиянием современного вулканизма интересует исследователей всего мира. В этом отношении Дальнему Востоку — единственному в СССР региону с активной вулканической деятельностью —

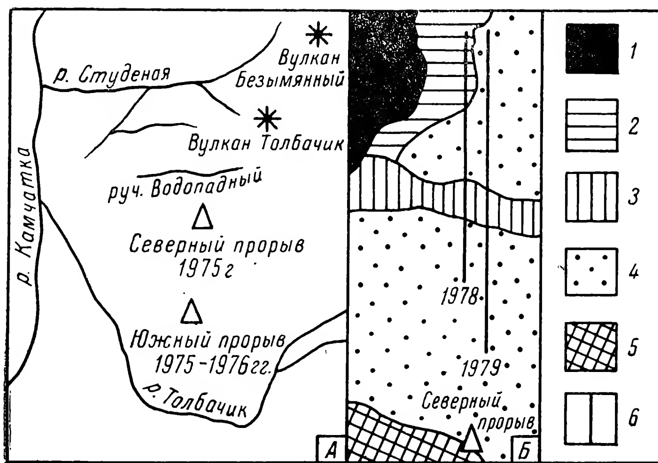


Рис. 1. Схема района работ.

А — район извержения вулкана Толбачик 1975—1976 гг., *Б* — расположение профилей. *1* — погибший каменноберезняк, *2* — погибшие заросли стлаников, *3* — старый лавовый поток, *4* — пеплово-шлаковые поля, *5* — лавовый поток извержения 1975 г., *6* — заложенные профили.

пока уделено недостаточно внимания. Сведения о влиянии вулканизма на растительность Камчатки и Курильских островов немногочисленны и фрагментарны (Комаров, 1940; Tatewaki, 1957; Криволуцкая, Нечаев, 1963; Шамшин, 1965; Ловелиус, 1970; Hultén, 1972; Алексеева, 1976; Зонов и др., 1977, и др.).

Первая попытка комплексной оценки влияния вулканизма на растительность была предпринята Ю. И. Манько (1974, 1980). Важность изучения проблемы «вулканы и живые организмы» отметил Е. К. Мархинин (1980).

В 1976—1979 гг. мы изучали влияние извержения вулкана Толбачик на растительность. Особое внимание было обращено на зарастание свежих пеплово-шлаковых отложений. Вулкан Толбачик (3682 м над ур. м.) расположен в центральной части Камчатского п-ова в Ключевской группе вулканов. С юга к нему примыкает обширный лавовый щит площадью около 800 км² — Южная Толбачинская зона шлаковых конусов (Пийп, 1956). По данным И. И. Гущенко (1965), здесь до 1931 г. за предшествующие 1700 лет сравнительно стабильных климатических условий было 18 крупных извержений вулкана Толбачик. Последнее извержение в зоне шлаковых конусов происходило с 6 VII 1975 по 10 XII 1976. Основная масса аэральной пирокластики была извергнута за 72 дня деятельности Северного прорыва. На высоте 880—950 м сформировались три шлаковых конуса высотой до 332 м и общим объемом 0.33 км³. За это время около 1 км³ пирокластического материала отложилось на площади 31 420 км² слоем от 1 мм до 8—10 м. Пеплопады меньшей мощности отмечались на территории в 100 тыс. км². Радиус пеплопадов в отдельные дни достигал 960 км.

Средний химический состав пеплов (в процентах) Северного прорыва следующий: SiO_2 — 49.80, TiO_2 — 1.00, Al_2O_3 — 13.27, Fe_2O_3 — 3.86, FeO — 5.90, MnO — 0.16, MgO — 10.03, CaO — 12.43, Na_2O — 2.43, K_2O — 1.01, H_2O^- — 0.15, P_2O_5 — 0.20 (Федотов и др., 1976; Будников и др., 1978; Гущенко, 1979).

Для изучения зарастания пеплово-шлаковых отложений мы проложили параллельные профили. В 1978 г. длина профиля составляла 4400, в 1979 — 6600 м. Профили начинаются от участков с частично сохранившейся растительностью на расстоянии около 8 км от центра извержения и тянутся в направлении с севера на юг к конусам Северного прорыва (рис. 1). Они расположены на абсолютной высоте 800—900 м, несколько выше пояса прямоствольной древесной растительности, представленной погибшими в результате извержения каменноберезовыми лесами, и проходят по макросклону юго-западной экспозиции крутизной 3—4°. Через каждые 100 м на профилях закладывали учетные площадки размером 5×5 м, на которых учитывали видовой состав растений,

а в 1979 г., кроме того, — проективное покрытие растений и мощность свежих вулканических отложений.

Растительность до извержения 1975—1976 гг. в районе проведения наших исследований, по данным дешифрирования аэрофотоснимков, была представлена главным образом горно-тундровыми сообществами с участием ольхового *Alnus kamtschatica* [1] и кедрового *Pinus pumila* стланика. Во время наблюдений местность представляла собой черные шлаковые поля, изредка прерывающиеся выходами кекуров (лавовых потоков прошлых извержений), с разреженной растительностью в начале профилей и полным отсутствием растений вблизи конусов. Кое-где сохранились снежники, покрытые слоем пепла. Увлажнение субстрата происходит за счет атмосферных осадков, таяния снежников и, возможно, адсорбции шлаками атмосферной влаги.

На профилях мы обнаружили 48 видов высших растений из 20 семейств (см. таблицу). По числу видов наиболее представительным является сем. *Asteraceae*, по частоте встречаемости — сем. *Poaceae*.

Виды растений, отмеченные на профилях

Семейство	Вид
Equisetaceae	*Equisetum palustre* L., *E. sylvaticum* L.
Poaceae	*Trisetum spicatum* ssp. *molle* (Kunth) Hult., *Poa malacantha* Kom., *P. pratensis* L., *Festuca rubra* L., *Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub, *Leymus ajanensis* (V. Vassil.) Tzvel.
Cyperaceae	*Carex koraginensis* Meinsh.
Liliaceae	*Allium strictum* Schrad.
Salicaceae	*Populus komarovii* Ja. Vassil. ex Worosch., *Salix arctica* Pall., *S. sphenophylla* A. Skvorts., *S. parallelinervis* Flod., *S. reticulata* L., *S. tschuktschorum* A. Skvorts.
Betulaceae	*Betula ermanii* Cham., *Alnus kamtschatica* (Regel) Kom.
Polygonaceae	*Polygonum viviparum* L.
Caryophyllaceae	*Stellaria eschscholtziana* Fenzl, *Minuartia arctica* (Stev. ex Ser.) Graebn., *Silene repens* Patrin, *Dianthus repens* Willd.
Ranunculaceae	*Anemone sibirica* L., *Pulsatilla davurica* (Fisch. ex DC.) Spreng.
Saxifragaceae	*Saxifraga funstonii* (Small) Fedde, *S. purpurascens* Kom.
Rosaceae	*Potentilla nivea* L., *Dryas punctata* Juz.
Fabaceae	*Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch. s. l., *Hedysarum* sp.
Violaceae	*Viola biflora* L.
Onagraceae	*Chamerion angustifolium* (L.) Holub
Apiaceae	*Cnidium ajanense* (Regel et Til.) Drude
Ericaceae	*Vaccinium uliginosum* L.
Polemoniaceae	*Polemonium boreale* Adams
Boraginaceae	*Mertensia pubescens* (Roem. et Schult.) DC.
Campanulaceae	*Campanula lasiocarpa* Cham.
Asteraceae	*Aster sibiricus* L., *Erigeron komarovii* Botsch., *Artemisia arctica* Less., *A. borealis* Pall., *A. globularia* Bess., *A. tilesii* Ledeb., *Senecio atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch., *Saussurea pseudotilesii* Lipsch., *Taraxacum perlatescens* Dahlst, *T. ceratophorum* (Ledeb.) DC.

Злаки представлены главным образом двумя видами: колосняком аянским *Leymus ajanensis* и костром Помпелла *Bromopsis pumpelliana*. Колосняк аянский отмечен на 89.5% площадок с участием злаков, костер — на 42.1% площадок. О произрастании колосняка в субальпийской зоне на вулканогенных отложениях упоминали В. Л. Комаров (1927), E. Hultén (1972), Ю. Б. Зонов с соавторами (1977). На заложенных профилях колосняк аянский занимает доминирующее положение. Так, на профиле 1979 г. он значительно преобладал над другими видами растений на 21 площадке из 24, на которых он был отмечен. Из представителей сем. *Asteraceae* в сложении пионерных растительных группировок принимают участие 4 вида полыни, 2 вида одуванчика — типичных эксплерентов, по Л. Г. Раменскому (1938). По-видимому, для таких условий обычна соссюрея ложнотилезиевая *Saussurea pseudo-tilesii*; ранее она отмечалась

[1] Названия растений приводятся по «Определителю сосудистых растений Камчатской области» (1981).

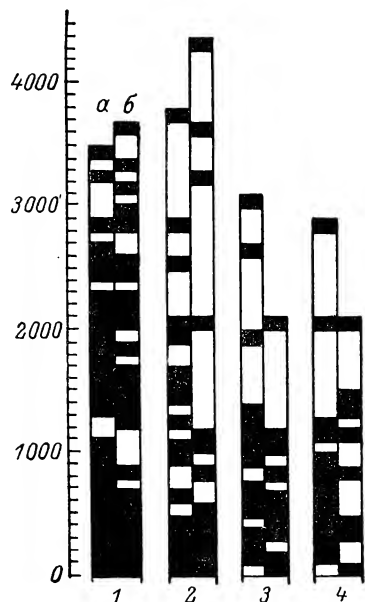


Рис. 2. Встречаемость основных видов растений на профилях.

а — профиль 1978 г., *б* — профиль 1979 г.; *1* — *Leymus ajanensis*, *2* — *Salix sphenophylla*, *3* — *Bromopsis pumpelliana*, *4* — *Saussurea pseudo-tilesii*. *По оси ординат* — расстояние, м.

как пионерный вид на шлаках Авачинской группы вулканов (Зонов и др., 1977). На шлаковых отложениях интенсивно поселяется пионерный вид ива клинолистная *Salix sphenophylla*, которая по распространенности уступает только колосняку. Представители других семейств встречаются гораздо реже, и участие их в заселении новых местообитаний незначительное. Наиболее часты виды из семейств *Campanulaceae* (1 вид, 10 площадок), *Boraginaceae* (1 вид, 12 площадок), *Caryophyllaceae* (4 вида, 9 площадок), *Fabaceae* (2 вида, 9 площадок).

Кроме растений, отмеченных на учетных площадках, вблизи профилей на выходах лавы было собрано еще 5 видов: *Saxifraga cherlerioides*, *S. unalaschkensis*, *Tofieldia coccinea*, *Papaver microcarpum*, *Crepis chrysantha*. Всего в районе проведения работ отмечено 53 вида высших растений; из них значительную часть составляют виды, редко встречающиеся и приуроченные к выходам старой лавы, на которых они пережили извержение. Наиболее часты на обоих профилях *Leymus ajanensis*, *Salix sphenophylla*, *Bromopsis pumpelliana*, *Saussurea pseudo-tilesii*. Эти виды занимают примерно одинаковое число площадок и распределены по профилям сходным образом (рис. 2).

Расселение растений на пеплово-шлаковых отложениях происходит в основном из мест, где сохранилась прежняя растительность. Мы обнаружили фрагменты горно-тундровых группировок, которые могли бы явиться центрами расселения растений. Кроме того, встречаются отдельные горно-тундровые растения, которые сохранились на выходах лавы, не погребенных под слоем пепла. Такие растения как источник обсеменения могут способствовать скорейшему восстановлению прежней растительности. Но на данном этапе можно говорить только о восстановлении их жизнедеятельности; исключение составляет ива, которая активно участвует в заселении субстрата, на что указывает наличие ее всходов.

Источниками первичного поступления семян колосняка на новые пеплово-шлаковые отложения, по-видимому, являются старые отложения. Например, севернее заложенных профилей мы обнаружили небольшое озеро, расположенное у основания засыпанного пеплом снежника, с густыми зарослями колосняка по его берегам. Колосняк будучи длиннокорневищным злаком хорошо укореняется на сыпучем субстрате и, разрастаясь, образует дерновинки. С приближением к конусам эти дерновинки становятся все более разреженными.

Открытые участки, на которых отсутствует конкуренция, благоприятствуют также расселению других видов растений, а обилие семян, свобода их распространения и хорошая приживаемость объясняют успех этих видов в заселении неосвоенных пространств.

Кроме видового состава, на профиле 1979 г. учитывали проективное покрытие растений и определяли среднюю толщину пепла (рис. 3) для установления возможной связи поселения растений с мощностью рыхлых вулканических отложений.

Связь мощности пепла как с числом видов, так и с проективным покрытием оказалась умеренной — коэффициент корреляции $r = -0.4$. Связь между расстоянием до источников обсеменения и теми же признаками оценена как значительная ($r = -0.6$ для профиля 1979 г. и -0.7 для профиля 1978 г.).

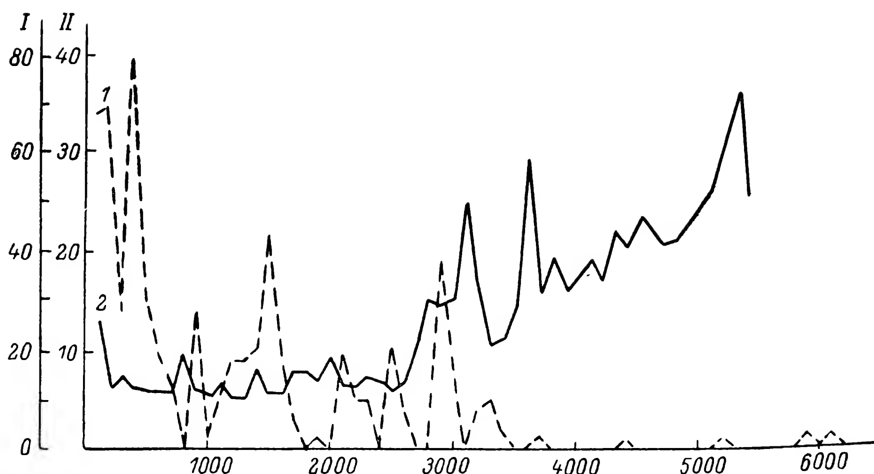


Рис. 3. Распределение на профиле 1979 г. проективного покрытия растений (*1*, ось *II*) и мощности пепла (*2*, ось *I*).

По осям ординат: *I* — мощность пепла, см; *II* — проективное покрытие, %; *по оси абсцисс* — расстояние, м.

Связь между числом видов и проективным покрытием выше (r=0.8), что вполне закономерно для пионерных сообществ.

Для определения динамики связи между расстоянием до источников обсеменения и количеством видов были использованы коэффициенты регрессии: для профиля 1978 г. a=8.29, b=2.31, стандартная ошибка 0.42; для профиля 1979 г. a=6.92, b=1.42, стандартная ошибка 0.24. С помощью коэффициентов регрессии стало возможным построение на графике теоретической линии распределения видов по профилям (рис. 4).

Таким образом, становится очевидным, что основную роль в зарастании пеплово-шлаковых отложений извержения вулкана Толбачик 1975—1976 гг. играют пионерные растения, внедряющиеся на новые местообитания извне; поэтому степень заселенности субстрата (число видов, проективное покрытие) зависит в основном от расстояния до источников обсеменения. Меньшее значение в формировании пионерных группировок имеют оставшиеся от климаксовых сообществ растения, распространение которых на данном этапе зависит от толщины пепла или от наличия участков с сохранившейся растительностью. Такие участки в нашем случае были приурочены к повышенным местам старых

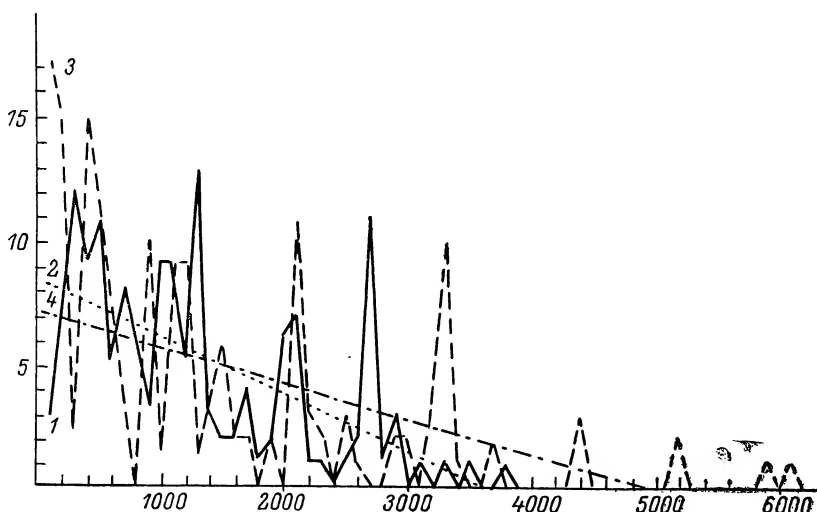


Рис. 4. Распределение видов растений на профилях.

Число видов на профиле 1978 г.: *1* — фактическое, *2* — теоретическое; число видов на профиле 1979 г.: *3* — фактическое, *4* — теоретическое. *По оси ординат* — число видов, *по оси абсцисс* — расстояние, м.

потоков лавы. Однако не всегда растительность на старых лавовых потоках сумела пережить извержение. С приближением к центру извержения встречаются кекуры, на которых всякая растительность отсутствует, что, очевидно, связано с интенсивностью воздействия пирокластического материала, в частности с температурой и химическим составом продуктов эксплозивной деятельности вулкана.

Случайный набор видов в пределах профилей, а также несомкнутость растительности указывают на начальный этап образования фитоценоза (сингенетические сукцессии, по В. Н. Сукачеву, 1964). Это — «открытые ассоциации» (Сукачев, 1975), в которых растения растут друг от друга на расстоянии, не смыкаясь своими надземными частями. При этом развитие процесса осуществляется по-разному в зависимости от удаления от центра извержения, что определяется наличием источников семян, состоянием субстрата и другими причинами.

По Манько (1974, 1980), возможны две сингенетические сукцессии — первичная и вторичная. В нашем случае имеют место обе сукцессии: вторичная сингенетическая — в начале профилей, где сохранились остатки климаксового сообщества, и первичная сингенетическая там, где на абсолютно голых шлаках впервые поселяются единичные растения.

Авторы считают приятным долгом выразить благодарность Д. П. Воробьеву, Н. С. Пробатовой, В. Ю. Баркалову, М. Ю. Горшкову, А. Е. Кожевникову за помощь в определении растений, А. А. Смирнову, М. Ю. Климину — за участие в сборе полевого материала.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Л. М. (1976). Некоторые наблюдения над возобновлением растительности на пеплах вулкана Тятя (о. Кунашир). В кн.: Природные условия Сахалина. Л., ВГО. — Будников В. А., Мархинин Е. К., Овсянников А. А. (1978). Количество, распространение и петрохимические особенности пирокластики Большого трещинного Толбачинского извержения. В кн.: Геологические и геофизические данные о Большом трещинном Толбачинском извержении. М., Наука. — Гущенко И. И. (1965). Пеплы северной Камчатки и условия их образования. М., Наука. — Гущенко И. И. (1979). Извержения вулканов мира (каталог). М., Наука. — Зонов Ю. Б., Какорина Г. А., Ромашкова Н. И. (1977). Особенности заселения пионерной растительностью первичного субстрата в пределах верхнего высотного пояса Авачинской группы вулканов. В кн.: Вопросы географии побережий и шельфа дальневосточных морей. Владивосток, ДВГУ. — Комаров В. Л. (1927). Флора полуострова Камчатки, 1. Л., Изд. АН СССР. — Комаров В. Л. (1940). Ботанический очерк Камчатки. Камчатский сб., 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Криволуцкая Г. О., Нечаев В. А. (1963). Вулканический пеплопад. Природа, 8. — Ловелиус Н. В. (1970). Влияние извержения вулканов на растительность Камчатки. Бот. ж., 55, 11. — Манько Ю. И. (1974). Влияние современного вулканизма на растительность Камчатки и Курильских островов. Комаровские чтения, 22. Владивосток, ДВНЦ. — Манько Ю. И. (1980). Вулканизм и динамика растительности. Бот. ж., 65, 4. — Мархинин Е. К. (1980). Вулканы и жизнь. М., Мысль. — Определитель сосудистых растений Камчатской области (1981). М., Наука. — Пийп Б. И. (1956). Ключевская сопка и ее извержения в 1944—1945 гг. и в прошлом. Тр. Лаб. вулканологии, 11. М., Изд. АН СССР. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз. — Сукачев В. Н. (1964). Динамика лесных биогеоценозов. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., Наука. — Сукачев В. Н. (1975). Введение в учение о растительных сообществах. В кн.: Избр. труды, 3. М., Наука. — Федотов С. А., Хренов А. П., Чирков А. М. (1976). Большое трещинное Толбачинское извержение 1975 г. (Камчатка). ДАН СССР, 228, 5. — Шамшин В. А. (1965). Влияние вулканических пеплопадов на леса Центральной Камчатки. Вопр. географии Камчатки, 3. — Hultèn E. (1972). The plant cover of Southern Kamchatka. Ark. Bot., 7, 2—3. — Tatewaki M. (1957). Geobotanical studies on the Kurile islands. Acta Horti Gotoburg., 21, 2.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 10 II 1981.

УДК 581.84 : 581.45: 582.919.2

А. А. Степанова

УЛЬТРАСТРУКТУРА СОЛЕВЫХ ЖЕЛЕЗОК ЛИСТА *PLUMBAGO CAPENSIS* (*PLUMBAGINACEAE*)

A. A. STEPANOVA. THE ULTRASTRUCTURE OF LEAF SALT GLANDS IN *PLUMBAGO CAPENSIS* (*PLUMBAGINACEAE*)

У растущих листьев, на поверхности которых отложения солей отсутствуют, солевые железки и их клетки не различаются по тонкому строению и, по-видимому, синтезируют органический секрет. В зрелых листьях, секретирующих карбонаты, ультраструктура железок варьирует, что отражает их различную активность. У железок с секретом на поверхности наружные бокаловидные клетки отличаются от остальных клеток сильной вакуолизацией, бедностью органеллами и отсутствием протуберанцев оболочки. Высказываются предположения, что 1) наружные бокаловидные клетки не участвуют в активном транспорте ионов; 2) система активного транспорта карбонатов локализована в плазмалемме внутренних клеток железок; 3) синтез мембранных транспортных белков в основном происходит на свободных рибосомах цитоплазмы; 4) переходу к секреции карбонатов предшествует вакуолизация клеток солевых железок.

Солевые железки, характерные для представителей некоторых семейств покрытосемянных, представляют собой эффективную систему выведения избытка солей из растения (Lüttge, 1975; Thomson, 1975; Васильев, 1977). Они расположены на поверхности надземных органов и имеют эпидермальное происхождение. Обычно работу солевых железок рассматривают как приспособление несуккулентных галофитов к избытку солей (прежде всего хлористого натрия) в почве.

В выделяемом секрете, помимо Na^+ и Cl^-, обнаружен большой набор других катионов и анионов, а также органические вещества (Volkens, 1884; Schtscherback, 1910; Helder, 1956; Thomson, 1975). В составе секрета солевых железок большой удельный вес могут иметь карбонаты кальция и магния. W. L. Berry (1970) обнаружил, что карбонаты составляют около 60% анионов в секрете солевых железок *Tamarix aphylla*. Y. Waisel (1961) наблюдал секрецию карбоната кальция у растений *T. aphylla*, произрастающих на незасоленных почвах. Согласно J. Wilson (1890), среди представителей сем. *Plumbaginaceae* секреция мела наиболее выражена у родов *Plumbago* и *Limoniastrum*. W. S. Sakai (1974) выявил, что секрет над солевыми железками листа *Plumbago capensis* состоит из не растворимых в воде карбонатов кальция ($CaCO_3$) и магния ($MgCO_3 \cdot 3H_2O$). Нами (неопубликованные данные) обнаружена секреция не растворимых в воде карбонатов солевыми железками зрелого листа *Limonium platyphyllum*, произрастающего в Ботаническом саду г. Ленинграда. Однако отложения солей на поверхности листьев этого растения не были обильными. Отметив секрецию карбоната кальция железками листа многих видов свинчатковых, G. Volkens (1884) предположил, что карбонаты выделяются в кислой растворимой форме, а по мере испарения воды (уже на поверхности листа) переходят в нейтральную соль. При этом железки удаляют из растения ненужные, избыточные ионы кальция, а у ксерофитов, произрастающих на меловых карбонатных почвах, мощный покров мела на поверхности листа предотвращает излишнее испарение воды.

Таким образом, карбонаты обычны в составе секрета солевых железок. В некоторых случаях секреция карбонатов является преобладающей функцией солевых железок, поэтому в литературе их часто называют меловыми (Volkens, 1884; Sakai, 1974; Cutter, 1978, и др.). Специальное исследование ультраструктуры меловых железок до сих пор не проводилось. Между тем особенности ультраструктуры солевых железок в настоящее время широко используются для выяснения механизмов транспорта ионов растениями (Anderson, 1972; Hill A., Hill B., 1973; Lüttge, 1975; Кларксон, 1978).

В настоящей работе приводятся результаты электронно-микроскопического исследования солевых железок зрелых листьев представителя сем. *Plumbaginaceae* — *Plumbago capensis*, которые, как мы установили, в условиях оранжереи

секретируют нерастворимые карбонаты. Рассмотрена также ультраструктура солевых железок растущих листьев, на поверхности которых отложения солей отсутствуют.

Материал и методика

У растений *Plumbago capensis* Thunb., произрастающих в оранжерее Ботанического сада г. Ленинграда, твердый секрет обнаружен над железками зрелых листьев. Объем его с возрастом листа увеличивается. Кристаллический продукт секреции реагировал с соляной кислотой (с выделением пузырьков газа). Обработка секрета водой, этанолом или ацетоном не вызывала видимых изменений. Это давало основание считать, что секрет железок состоит из нерастворимых карбонатов кальция и магния.

Весной фиксировали кусочки растущих и недавно закончивших рост листьев растений, находящихся в фазе бутонизации. Кусочки вырезали из средней части листовой пластинки между крупными жилками и фиксировали глутаральдегидом-осмием по стандартной методике, заливали в эпон-812. Блоки затачивали на пирамитоме ЛКБ. На нем же получали полутонкие срезы, которые приклеивали на предметные стекла 50%-м водным раствором ацетона и окрашивали толуидиновым синим. Срезы заключали в канадский бальзам и исследовали под световым микроскопом. На парадермальных срезах зрелых листьев с помощью окуляр-микрометра измеряли диаметр железок. Число железок на единицу поверхности листа подсчитывали на репликах.

Ультратонкие срезы получали на ультратоме ЛКБ-III, контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца. Съемку проводили на электронных микроскопах Тесла БС-500 и Джем-7а.

Морфометрическое исследование проводили по методике D. F. Parkhurst (1982). Поскольку солевые железки зрелых листьев не различались между собой по степени развития эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи, эти органеллы не вовлечены нами в морфометрическую обработку. Плотность распределения рибосом подсчитывали на снимках одинакового увеличения (39 000). Среднеквадратичные ошибки и доверительные интервалы определяли по таблице Р. Б. Стрелкова (1966).

Результаты исследования

У *Plumbago capensis* солевые железки (25—30 мкм в диам.) встречаются на обеих сторонах листьев и стеблях. На 1 см^2 абаксиальной поверхности зрелого листа их приходится в среднем 300, адаксиальной — 900. Расположены они на одном уровне с основными эпидермальными клетками (полностью погружены), имеют чашевидную форму и состоят из 16 клеток, охваченных толстым слоем кутикулы. Центр железки составляют 4 так называемые секреторные клетки, за которыми следуют 4 короткие клиновидные побочные клетки (Ruhland, 1915). На продольном медианном срезе железки побочные клетки имеют треугольную форму (рис. 1, *1* — см. вклейку). К секреторным и побочным клеткам примыкают 4 уплощенные внутренние бокаловидные клетки. Завершают железку 4 наружные бокаловидные клетки; они граничат с 4 собирательными клетками, осуществляющими связь железок с мезофиллом и эпидермой листа. Стенки между собирательными и наружными бокаловидными клетками на большом протяжении лишены кутикулы, обильно пронизаны плазмодесмами (60 нм в диам.); они получили название пропускных, или трансфузионных, зон. Над каждой секреторной клеткой в кутикуле имеется одно округлое отверстие (пора) диаметром 0.2 мкм. В целом анатомическое строение железки сходно с уже описанным для других представителей семейства свинчатковых (Ruhland, 1915; Ziegler, Lüttge, 1966; Васильев, 1977).

У всех изученных железок растущих и зрелых листьев над побочными и секреторными клетками между кутикулой и клеточными оболочками отмечена собирательная полость, которая образуется под напором выделяемого секрета (рис. 1, *1*). Под порами кутикула остается связанной с клеточными оболочками (рис. 1, *3*).

Клетки железки связаны между собой одиночными плазмодесмами и имеют клеточные оболочки, почти вдвое более тонкие (0.1 мкм), чем клетки мезофилла. Стенка между наружными и внутренними бокаловидными клетками особенно тонкая (0.02 мкм) и имеет вид плотного гомогенного слоя (рис. 1, *1*). В апикальной и базальной частях железки кутикула вдается в виде небольшого (0.3 мкм) валика в тонкую стенку между наружными и внутренними бокаловидными клетками (рис. 1, *2*).

В секреторных, побочных и бокаловидных клетках ядра расположены обычно в центре (независимо от степени вакуолизации клеток). Побочные клетки имеют сферические ядра примерно того же диаметра (5.0 мкм), что и клетки палисадного мезофилла. У бокаловидных клеток ядра вытянуты в плоскости, перпендикулярной поверхности листа (рис. 1, *1*).

Железки растущих листьев. В растущих листьях разные железки и клетки одной железки не различаются между собой по ряду выбранных нами показателей и тонкому строению. От клеток палисадного мезофилла их отличают повышенное ядерно-цитоплазматическое отношение, более высокая степень насыщенности митохондриями, эндоплазматическим ретикулумом и диктиосомами, а также значительно меньшая вакуолизация (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Парциальные объемы (проценты) основных компонентов клеток солевых железок и палисадного мезофилла растущих листьев

Тип клеток	Ядро	Вакуом	Цитоплазма	Пластидом	Хондриом	Ретикулум	Диктиосомы	Клеточная оболочка
Секреторные	28.42/0.87	14.42/0.69	28.64/1.56	1.74/0.17	10.64/0.52	10.20/0.69	3.14/0.52	2.8/0.34
Побочные	29.1/1.53	14.9/0.65	24.1/1.31	2.8/0.43	11.3/0.87	13.7/1.09	2.3/0.43	1.8/0.21
Внутренние бокаловидные	28.5/0.56	15.22/0.70	24.15/0.84	2.63/0.20	10.36/0.42	14.2/0.70	2.61/0.42	2.33/0.14
Наружные бокаловидные	29.0/1.41	15.75/1.20	23.56/1.00	2.66/0.28	10.3/0.60	14.56/0.80	2.42/0.20	1.75/0.40
Палисадный мезофилл	13.0/1.41	29.5/1.61	19.25/1.81	28.66/2.0	6.33/0.80	0.60/0.20	1.0/0.40	1.66/0.20

Примечание. Здесь и в табл. 2 в числителе приведены значения парциальных объемов органелл, в знаменателе — доверительные интервалы.

Бо́льшая часть ядра клеток железок растущих листьев занята диффузным хроматином, который достаточно равномерно распределен в светлой нуклеоплазме. Обычно небольшие глыбки конденсированного хроматина приурочены к оболочке ядра. Ядрышко одно (1.1 мкм), с небольшими светлыми участками, почти целиком представлено гранулярным компонентом. Небольшие по объему участки фибриллярного компонента ядрышка разбросаны беспорядочно, выглядят более электронноплотными.

Вакуоли расположены в толще цитоплазмы клеток железок беспорядочно. Они, как правило, округлой формы и имеют чрезвычайно разнообразное содержимое. Чаще всего в нем встречаются значительные скопления мембраноподобного и фибриллярного материала разной плотности и конфигурации. Наблюдаются картины локального автолиза цитоплазмы.

На долю эндоплазматического ретикулума приходится около 10% объема клетки железки и менее 1% клетки палисадного мезофилла. Ретикулум представлен довольно длинными, большей частью одиночными цистернами, несущими редкие рибосомы, а также слегка расширенными трубчатыми агранулярными элементами (рис. 2, *1* — см. вклейку). Оба типа ретикулума развиты в одинаковой мере, связаны между собой в единую систему и часто встречаются на близком расстоянии от плазмалеммы.

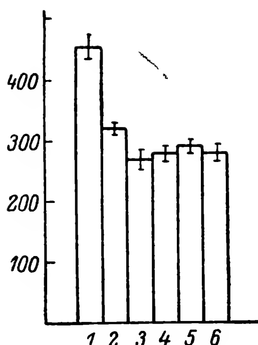


Рис. 3. Плотность распределения свободных рибосом цитоплазмы в клетках солевых железок и палисадного мезофилла растущих листьев.

1 — мезофилл, 2 — собирательные клетки, 3 — секреторные клетки, 4 — побочные клетки, 5 — внутренние бокаловидные клетки, 6 — наружные бокаловидные клетки. Здесь и на рис. 4 *по оси ординат* — число свободных рибосом на 1 мкм^2 площади цитоплазмы.

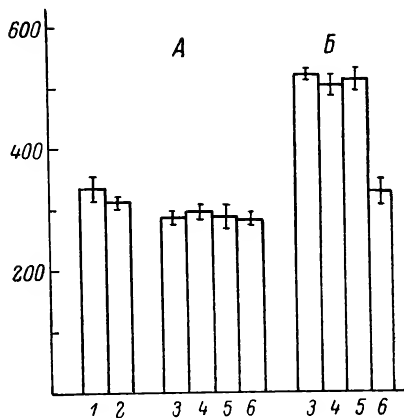


Рис. 4. Плотность распределения свободных рибосом цитоплазмы в клетках солевых железок и палисадного мезофилла зрелых листьев.

1—6 — то же, что на рис. 3. *А* — сильновакуолизированные железки, *Б* — слабовакуолизированные железки.

Диктиосомы (от 3 до 6 на срез клетки) одиночные, располагаются вблизи клеточной оболочки, относительно которой ориентируются по-разному. Число цистерн в диктиосомах доходит до 7. Цистерны обычно прямые, реже — изогнуты, они формируют небольшое число крупных светлых пузырьков Гольджи.

На срез клетки железки растущих листьев приходится 8—10 беспорядочно расположенных округлых митохондрий (0.3—0.5 мкм). Кристы в них развиты сильнее, чем в митохондриях клеток палисадного мезофилла. В матриксе митохондрий различимы довольно обширные электронносветлые ДНК-зоны, редкие черные интрамитохондриальные гранулы и миторибосомы.

Пластидом клеток железок представлен редкими полиморфными лейкопластами. Их внутренняя мембранная система состоит из редких узких тилакоидов и расширенных трубочек. Иногда встречаются группы пластоглобул различного диаметра, реже — единичные крахмальные зерна небольших размеров.

Гиалоплазма железистых клеток растущих листьев светлая, слабо насыщена рибосомами по сравнению с клетками мезофилла (рис. 3). Рибосомы часто формируют агрегаты, иногда в виде зигзагов. Темные липидные капли встречаются в небольшом числе, это же относится и к микротельцам (0.4 мкм) и к мультивезикулярным тельцам. Одиночные микротрубочки располагаются вблизи плазмалеммы. Протуберанцы оболочки отсутствуют. Плазмалемма клеток асимметричная, имеет сильно извилистые очертания. В светлом узком периплазматическом пространстве выявляются рыхлая сеть тонких фибрилл и скопления мелких пузырьков. Собирательная полость и крупные межклетники железок растущих листьев заполнены гранулярно-фибриллярным материалом.

Железки зрелых листьев. В пределах зрелого листа солевые железки варьируют по ультраструктуре, но имеют и общие черты строения, состоящие в следующем. Ядра клеток содержат преимущественно диффузный хроматин. Одиночные цистерны гранулярного ретикулума расположены по периферии клеток. Агранулярные элементы не выявлены. На продольном срезе клетки железки насчитывается от 1 до 3 диктиосом, составленных из 3—5 коротких прямых цистерн. Вблизи диктиосом редко встречаются крупные светлые пузырьки Гольджи. Эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи в железках зрелых листьев занимают менее 1% объема клеток. Пластидом развит слабо. Составляющие его лейкопласты по строению и парциальному объему очень сходны с таковыми растущих листьев. В лейкопластах отмечены крахмальные зерна, пластоглобулы и белковые кристаллы. Микротельца (0.5 мкм),

мультивезикулярные тельца (0.4 мкм) и липидные капли (0.2—0.3 мкм) по-прежнему встречаются редко. Это же относится и к микротрубочкам. Какая-либо система в распределении перечисленных органелл не отмечена. Плазмалемма клеток слабоволнистая, асимметричная. Подавляющее большинство железок имело протуберанцы оболочки. Содержимое межклетников и собирательной полости светлое.

Различия в строении железок верхней и нижней сторон листа не обнаружены. В зрелых листьях железки различаются по степени вакуолизации, числу и протяженности протуберанцев оболочки, количеству гиалоплазмы, насыщенности митохондриями и свободными рибосомами. По этим признакам железки зрелых листьев можно условно подразделить на два типа — сильно- и слабовакуолизированные, по которым проводили описание и морфометрическую обработку. Между этими двумя типами находятся железки промежуточного типа строения.

Морфометрический анализ — измерение парциального объема компонентов клеток (табл. 2) железок двух крайних по вакуолизации типов — показал наличие обратной корреляции между объемом вакуома, с одной стороны, объемом хондриома, протуберанцев оболочки и плотностью распределения рибосом (рис. 4), с другой.

ТАБЛИЦА 2

Парциальные объемы основных компонентов клеток (проценты) сильно- и слабовакуолизированных солевых железок и палисадного мезофилла зрелых листьев

Тип клеток	Ядро	Вакуом	Цитоплазма	Пластидом	Хондриом	Клеточная оболочка	Протуберанцы оболочки
Сильновакуолизированные железки							
Секреторные	32.5/2.77	23.8/1.93	27.15/1.72	2.44/0.18	10.44/0.80	2.78/0.24	0.89/0.36
Побочные	31.6/1.57	26.7/3.15	25.53/2.59	0.97/0.12	11.3/1.29	1.80/0.27	2.10/0.30
Внутренние бокаловидные	33.62/1.38	26.9/2.60	22.9/2.35	1.0/0.14	9.94/1.07	2.34/0.22	3.30/0.29
Наружные бокаловидные	31.03/1.33	35.23/2.43	21.46/2.35	1.0/0.20	8.43/0.70	2.85/0.23	Нет
Слабовакуолизированные железки							
Секреторные	25.66/1.25	8.2/1.14	18.7/1.47	1.04/0.11	24.5/1.94	2.2/0.22	19.7/1.25
Побочные	27.94/1.11	4.45/0.60	19.7/2.74	0.60/0.08	24.7/1.37	1.80/0.17	20.81/2.22
Внутренние бокаловидные	29.0/1.57	3.4/0.47	13.11/2.43	1.0/0.2	23.06/1.1	1.8/0.15	28.63/1.65
Наружные бокаловидные	30.33/0.97	19.50/2.35	36.36/1.94	1.3/0.16	10.45/1.21	2.06/0.16	Нет
Собирательные	11.3/1.40	72.5/2.60	8.58/1.07	1.40/0.14	4.01/0.53	2.21/0.30	»
Палисадный мезофилл	11.15/1.03	44.1/4.08	5.30/0.54	33.3/3.08	4.82/0.45	1.33/0.28	»

Клетки сильновакуолизированных железок существенно не различаются по выбранным нами показателям. Основной объем в них занимают ядро, вакуом и цитоплазма (рис. 1, *1*). Вакуоли распределены без видимого порядка, содержимое их светлое. Митохондрии составляют около 10% общего объема клетки, что почти в 2 раза превышает значение этого показателя для собирательных клеток и палисадного мезофилла. Для описываемого типа железок типичны беспорядочно расположенные округлой формы митохондрии (0.3—0.4 мкм).

Кристы в них довольно многочисленны. Митохондриальный матрикс более плотный, чѐм гиалоплазма, в нем обычны интрамитохондриальные гранулы. Система внутриклеточных мембранных контактов развита слабо.

Степень развития протуберанцев оболочки достаточно низка. В наружных бокаловидных клетках протуберанцы оболочки не обнаружены. Клетки сильновакуолизированных железок имеют светлую гиалоплазму и не различаются между собой по плотности распределения рибосом (рис. 4). По этому показателю железки довольно близки к собирательным клеткам и мезофиллу.

Ядрышко (1.0 мкм в диам.) плотное, состоит из фибриллярного компонента, который занимает его центральную часть (рис. 1, *4*). Гранулярного компонента мало, он формирует по краю ядрышка тонкий равномерный по толщине слой.

Слабовакуолизированные железки по сравнению с сильновакуолизированными в 2 раза богаче митохондриями и протуберанцами оболочки (табл. 2) и намного больше свободными рибосомами цитоплазмы (рис. 4). Это относится ко всем клеткам железок, за исключением наружных бокаловидных.

Для побочных, секреторных и внутренних бокаловидных клеток отмечены следующие черты тонкого строения. В довольно рыхлом ядрышке (1.4 мкм в диам.) преобладает гранулярный компонент. Фибриллярного компонента мало, он не сосредоточен в центре ядрышка, а перемешан с гранулярным. В ядрышке часто встречаются небольшие светлые зоны (рис. 2, *4*). Гиалоплазма клеток плотная, богата свободными рибосомами (рис. 4). Многочисленные округлые митохондрии (20—30 на срез клетки) с большим числом крист; в них обычны обширные ДНК-зоны. Митохондрии образуют друг с другом (реже с плазмалеммой) мембранные контакты щелевидного типа и сконцентрированы у ядра (рис. 2, *3*). Вакуолярный аппарат клеток представляют редкие мелкие вакуоли, заполненные темным фибриллярным материалом или целиком электронносветлые, они расположены в толще цитоплазмы без видимого порядка.

В секреторных и побочных клетках протуберанцы формируются по всей поверхности оболочки, глубоко вдаются внутрь клеток и намного увеличивают поверхность плазмалеммы (рис. 2, *3*). Во внутренних бокаловидных клетках они формируются лишь в оболочке, смежной с секреторными и побочными клетками (рис. 2, *2*).

В наружных бокаловидных клетках митохондрии расположены без видимого порядка (рис. 2, *2*). Гиалоплазма клеток светлая, слабо насыщена рибосомами (рис. 4). Ядрышко мелкое (0.8 мкм), плотное, слабоконтрастное.

Собирательные клетки у всех железок растущих листьев имеют сходную ультраструктуру. На долю вакуома (обычно это одна крупная вакуоль) приходится свыше 70% от общего объема клетки. Пластидом развит слабо. По парциальному объему пластидома собирательные клетки намного уступают клеткам палисадного мезофилла. Митохондрии имеют слаборазвитые кристы. Микротельца (0.4 мкм), липидные капли (0.2 мкм), диктиосомы и короткие цистерны гранулярного ретикулума в собирательных клетках встречаются редко.

Обсуждение результатов

У растущих листьев *Plumbago capensis*, на поверхности которых отложения солей отсутствуют, солевые железки проявляют поразительное однообразие тонкого строения и выглядят высокоактивными. В отличие от железок зрелых листьев они имеют элементы агранулярного ретикулума, а также намного больше гранулярных ретикулярных цистерн, которые в совокупности составляли около 10% объема клетки, тогда как в железках зрелых листьев ретикулум занимает меньше 1% и представлен редкими гранулярными цистернами. Железки растущих листьев намного богаче диктиосомами, в меньшей мере — митохондриями, свободными рибосомами цитоплазмы; протуберанцы оболочки в них не обнаружены.

Наличие субкутикулярной полости у солевых железок растущих листьев — характерная черта растительных железок многих типов (Васильев, 1977), поэтому можно предположить, что в растущем листе железки наряду с синтезом веществ осуществляют и их секрецию, но, секретируют не минеральные ионы, а преимущественно какие-то органические вещества. В пользу этого предположения свиде-

тельствуют данные о наличии в составе секрета солевых железок сахаров, белков и других органических веществ (Schtscherback, 1910; Ruhland, 1915; Pollak, Waisel, 1968). На разный состав секрета железок растущих и зрелых листьев указывает и различное содержимое их межклетников и собирательной полости. Поскольку наружные бокаловидные клетки железок растущих листьев имеют вид активных, то не исключена возможность поступления синтезируемых железками веществ (в состав которых могут входить и гормоны) в ткань листа по многочисленным плазмодесмам в пропускной зоне. Переход железок от синтеза и секреции органических веществ к транспорту ионов в зрелом листе сопровождается целым рядом преобразований их ультраструктуры.

В зрелых листьях, секретирующих карбонаты, ультраструктура железок варьирует. Обнаружены различия в степени развития протуберанцев оболочки, вакуолизации клеток, насыщенности митохондриями и свободными рибосомами. Варьирование ультраструктуры железок зрелых листьев можно объяснить тем, что они не все одновременно приступают к секреции минеральных ионов. В связи с тем, что сильновакуолизированные железки слабо насыщены органеллами и над ними нет кристаллического секрета, их можно считать неактивными в секреции ионов. Крупные межклетники и собирательная полость в таких железках скорее всего образовались при секреции органических веществ растущими листьями. По-видимому, переходу к секреции карбонатов предшествует сильная вакуолизация клеток солевых железок.

Клетки железок зрелых листьев, на поверхности которых отложения солей отсутствуют, не различаются между собой по ультраструктуре, они в одинаковой мере вакуолизированы, бедны митохондриями, рибосомами и протуберанцами оболочки. У подавляющего большинства железок зрелых листьев, над которыми отмечены отложения солей, выявлена разная морфология составляющих их клеток. Секреторные, побочные и внутренние бокаловидные клетки таких железок слабовакуолизированы, имеют крупные ядрышки с развитым гранулярным компонентом и интенсивно развитую систему протуберанцев оболочки, содержат много митохондрий и свободных рибосом, плотную гиалоплазму. Судя по ультраструктуре, эти клетки железок в равной мере являются секреторными, а различия в их названии отражают различия в топографии. Наружные бокаловидные клетки невакуолизированных железок имеют вид неактивных и, по-видимому, не участвуют в секреции карбонатов. Об этом свидетельствуют большая степень вакуолизации по сравнению с внутренними клетками железки, слабая насыщенность митохондриями и свободными рибосомами, отсутствие протуберанцев.

Анализ анатомии и тонкого строения солевых железок других видов растений может служить подтверждением того, что клетки многоклеточных солевых железок, пограничные с собирательными, не являются секреторными. По W. W. Thomson (1975), существует три основных типа солевых железок. Первый тип объединяет многоклеточные железки, второй и третий — двуклеточные. Для железок каждого типа предполагается свой механизм секреции солей. Мы провели сравнение наших данных с имеющимися в литературе сведениями о строении солевых железок первого типа, которые встречаются у родов *Limonium*, *Tamarix*, *Frankenia*, *Acanthus*, *Avicennia*, *Aegiceras*, *Aegialitis* и исследованного нами *Plumbago*. По мнению Thomson (1975), характерной чертой, позволяющей объединить солевые железки этих растений в один тип, является наличие кутикулярного футляра и пропускных зон. В солевых железках *Avicennia*, *Aegiceras*, *Acanthus* и *Aegialitis* морфологически различимы три вида клеток: секреторные, базальная (охваченные кутикулой) и суббазальные, тогда как у *Limonium*, *Tamarix и Frankenia* все клетки собственно железки описываются как секреторные (Thomson, 1975; Васильев, 1980), а сопутствующие — как собирательные. Поэтому S. Cardale и C. Field (1975) высказали предположение, что базальная клетка солевой железки *Aegiceras corniculatum* аналогична собирательным клеткам железок *Tamarix* и *Limonium*. По мнению авторов, на сходство этих клеток указывают их сильная вакуолизация и наличие многочисленных плазмодесм в стенках между ними и секреторными клетками. Наши данные, а также анализ литературных данных по тонкому строению многоклеточных солевых железок *Limonium vulgare* (Ziegler, Lüttge, 1966, 1967), *L. platyphyllum* (Ва-

сильев, 1977), *Tamarix aphylla* (Thomson, Liu, 1967; Shimony, Fahn, 1968; Campbell, Thomson, 1975; Thomson, 1975), *Frankenia grandiflora* (Campbell, Thomson, 1976a, b) показывают, что протуберанцы оболочки никогда не образуются у наружных клеток железок. Имеются сведения о наличии протуберанцев оболочки и у железок *Aegialitis annulata* (Thomson, 1975), однако представить себе картину их распределения ввиду неполноты данных пока невозможно. W. Thomson и L. Liu (1967) отметили, что у железок *Tamarix aphylla* число митохондрий уменьшалось от наружной пары секреторных клеток к внутренней (граничащей с собирательными клетками). У железок *Frankenia grandiflora* (Campbell, Thomson, 1976a), секретирующих хлористый натрий, внутренняя пара клеток уступала остальным по интенсивности развития гранулярного ретикулума, прикрепленным рибосомам которого авторы приписывают главную роль в синтезе мембранных транспортных белков. Анализ рис. 1 в статье N. Campbell и W. Thomson (1976a) и рис. 5 в статье W. Thomson et al. (1969) показывает, что внутренние пары клеток (пограничных с собирательными) по сравнению с наружными обладают более светлой гиалоплазмой и слабее насыщены рибосомами и митохондриями. У *Limonium platyphyllum* (Васильев, 1977) и *L. vulgare* (Ziegler, Lüttge, 1966) наружные бокаловидные клетки к тому же сильнее вакуолизированы.

C. Shimony с соавторами (1973) с помощью метода гистохимического выявления ионов натрия пирантимонатом обнаружили в солевых железках *Avicennia marina* уменьшение осадка от собирательных клеток к базальной и секреторным. Аналогичные данные были получены и для железок *Tamarix* (Campbell, Thomson, 1975). Низкая концентрация осадка в секреторных клетках железок и более высокая в базальной и нижней паре клеток могут объясниться не низкой проницаемостью клеток для гистохимического реактива, как считают авторы, а, по нашему мнению, тем, что базальная клетка и нижняя пара клеток не участвуют в активном транспорте ионов.

В этих клетках концентрация ионов не доходит до токсического уровня, поскольку ионы стремятся во внутренние клетки железки по создающемуся градиенту концентрации.

О функции базальной клетки мангровых, которую можно сопоставить с наружными бокаловидными клетками солевых железок *Plumbago capensis*, секретирующих карбонаты, так же как и о функции остальных клеток солевых железок, известно мало (Waisel, 1972; Lüttge, 1975; Кларксон, 1978). В этой связи интересно мнение E. Schnepf (1974) о том, что наличие у железок многих растений так называемых барьерных клеток с кутинизированными и суберинизированными клеточными стенками (у наружных клеток солевых железок именно такие оболочки) необходимо для направленного вывода секрета и предотвращения его оттока в окружающие ткани. По нашему мнению, наружные бокаловидные клетки могут выполнять сходную функцию, но лишь в случае, когда имеют вид малоактивных (как в солевых железках зрелых листьев, секретирующих карбонаты).

Секреция солей солевыми железками представляет собой активный транспорт (Thomson, 1975; Hill, Hill, 1976), который протекает с затратой энергии и связан с работой ионных насосов (мембранных транспортных белков). Вопрос о локализации ионных насосов окончательно не решен. В клетках железок они могут быть локализованы в плазмалемме (Васильев, 1980) или тонопласте (Thomson et al., 1969).

В железках *Plumbago capensis* при переходе от синтеза и секреции органических веществ к транспорту ионов в секреторных, побочных и внутренних бокаловидных клетках развивается обширная система протуберанцев оболочки. Многие исследователи рассматривают их как структуры, усиливающие секреторные функции солевых железок. Поскольку в секреторных клетках железок зрелого листа, выделяющих карбонаты, поверхность плазмалеммы сильно увеличена за счет протуберанцев оболочки, можно предположить, что ионные насосы, вовлеченные в процесс секреции карбонатов, локализованы в плазмалемме этих клеток. Возможно, что протуберанцы оболочки у многоклеточных солевых железок других видов растений также связаны в основном с секрецией карбонатов, которые обнаружены в составе секрета таких железок.

У *Plumbago capensis* синтез мембранных транспортных белков, ответственных за секрецию карбонатов, по-видимому, происходит на свободных рибосомах цитоплазмы. Об этом свидетельствует значительно более высокая концентрация их в секреторных, побочных и внутренних бокаловидных клетках слабовакуолизированных железок по сравнению с клетками несекретирующих карбонаты сильновакуолизированных железок и железок растущих листьев. Концентрация прикрепленных к мембранам рибосом в клетках секретирующих железок не отличается от таковой в клетках несекретирующих, о чем свидетельствует одинаковый парциальный объем эндоплазматического ретикулума в них. К тому же при созревании листа, т. е. при переходе к секреции карбонатов, в железках наблюдается значительная редукция относительного объема ретикулума. Более высокая концентрация рибосом в активных железках зрелых листьев коррелирует с активизацией их ядрышек по сравнению с ядрышками несекретирующих железок. Более высокая степень активности аппарата синтеза белка в железках, секретирующих карбонаты, может быть связана не только с синтезом ионных насосов, но и с синтезом других белков. В их число входят, в частности, белки митохондрий, парциальный объем которых в секретирующих железках увеличен, а также ферменты синтеза липидных компонентов плазмалеммы и иные, чем транспортные, белки этой мембраны, чья поверхность сильно увеличена за счет образования протуберанцев оболочки. При индукции секреции хлористого натрия у других растений также отмечено увеличение числа рибосом, однако в отличие от *Plumbago capensis* оно касалось как свободных, так и прикрепленных рибосом (Shimony et al., 1973; Campbell, Thomson, 1976a; Васильев, 1977).

Важную роль в секреторной активности железок зрелых листьев *Plumbago capensis* играют митохондрии. В активных железках митохондрии образуют скопления, концентрируясь около ядра, чего не наблюдается в несекретирующих карбонаты железках растущих листьев и вакуолизированных железках зрелых. Роль митохондрий в активных железках зрелых листьев, по-видимому, состоит в обеспечении энергией активного транспорта ионов, идущего против градиента концентрации.

Автор выражает глубокую признательность научному руководителю А. Е. Васильеву за обсуждение материала и большую помощь при подготовке рукописи к печати, а также Ю. В. Гамалею за помощь в освоении метода морфометрии.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. (1977). Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., Наука. — Васильев А. Е. (1980). Солевые железки. В кн.: Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск, Карелия. — Кларксон Д. (1978). Транспорт ионов и структура растительной клетки. М., Мир. — Стрелков Р. Б. (1966). Метод вычисления стандартной ошибки и доверительных интервалов средних арифметических с помощью таблицы. Сухуми, Алашара. — Anderson W. P. (1972). Ion transport in the cells of higher plant tissues. Ann. Rev. Plant Physiol., 23. — Berry W. L. (1970). Characteristics of salt secreted by *Tamarix aphylla*. Amer. J. Bot., 57, 10. — Campbell N., Thomson W. W. (1975). Chloride localization in the leaf of *Tamarix*. Protoplasma; 83, 1—2. — Campbell N., Thomson W. W. (1976a). The ultrastructure of *Frankenia* salt glands. Ann. Bot., 40, 168. — Campbell N., Thomson W. W. (1976б). The ultrastructural basis of chloride tolerance in the leaf *Frankenia*. Ann. Bot., 40, 168. — Cardale S., Field C. D. (1975). The structure of the salt glands of *Aegiceras corniculatum*. Planta, 99, 3. — Cutter E. G. (1978). Plant anatomy. Part I. Cells and tissues. Salt and chalk glands. London, Edward Arnold. — Helder R. J. (1956). The loss of substances by cells and tissues (salt glands). In: Encyclopedia of plant physiology. II. Berlin, Springer Verlag. — Hill A. E., Hill B. S, (1973). The *Limonium* salt gland: biophysical and structural study. Int. Rev. Cytol., 35. — Hill A. E., Hill B. S. (1976). Mineral ions. In: Transport in plants. II. Part B. Berlin, Springer Verlag. — Parkhurst D. F. (1982). Stereological methods for measuring internal leaf structure variables. Amer. J. Bot., 69, 1. — Pollak G., Waisel Y. (1968). Salt secretion in *Aeluropus litoralis* (Willd.) Parl. Israel J. Bot., 17, 126. — Lüttge U. (1975). Salt glands. In: Ion transport in plant cells and tissues. Amsterdam, North Holland. — Ruhland W. (1915). Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Ein Beitrag zur Biologie der Halophytes. Jahrb. Wiss. Bot., 55, 3. — Sakai W. S. (1974). Scanning electron microscopy and energy dispersive x-ray analysis of chalk secreting leaf gland of *Plumbago capensis*. Amer. J. Bot., 61, 1. — Schnepf E. (1974). Gland cells. In: Dynamic aspeets of plant ultrastructure. London.— Schtscherback J. (1910). Salzausscheidung durch die Blätter von *Statice gmelini*. Ber. Dtsch. Bot. Ges., XXVIII, 30. — Shimony C., Fahn A. (1968). Light-and electron micro-

scopical studies of the structure of salt glands of *Tamarix aphylla* L. J. Linn. Soc. Bot., 60, 383. — Shimony C., Fahn A., Reinhold L. (1973). Ultrastructure and ion gradient in the salt glands of *Avicennia marina*. New Phytol., 72, 1. — Thomson W. W. (1975). The structure and function of salt glands. In: Plants and saline environments. Ecol. Stud., 15, Berlin. — Thomson W. W., Berry W. L., Liu L. L. (1969). Localization and secretion of salt by the salt glands of *Tamarix aphylla*. Proc. Nat. Acad. Sci., 63, 2. — Thomson W. W., Liu L. L. (1967). Ultrastructural features of the salt glands of *Tamarix aphylla*. Planta, 73, 2. — Volkens G. (1884). Die Kalkdrüsen der Plumbagineen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., II. — Waisel Y. (1961). Ecological studies on *Tamarix aphylla* (L.) Karst. III. The salt economy. Plant a. Soil, 13, 4. — Waisel Y. (1972). Biology of halophytes. New York. Acad. Press. — Wilson J. (1890). The mucilage- and other glands of the Plumbagineae. Ann. Bot., 4, 14. — Zeigler H., Lüttge U. (1966). Die Salzdrüsen von *Limonium vulgare*. I. Die Feinstruktur. Planta, 70, 20. — Ziegler H., Lüttge U. (1967) Die Salzdrüsen von *Limonium vulgare*. II. Die Lokalisierung des Chlorides. Planta, 74, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 VI 1982.

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : 581.9 (571.1/.5)

С. А. Красникова, А. А. Красников, Т. С. Ростовцева, В. М. Ханминчун

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЮГА СИБИРИ

S. A. KRASNIKOVA, A. A. KRASNIKOV, T. S. ROSTOVTZEVA, V. M. CHANMINCHUN. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME PLANT SPECIES FROM THE SOUTH OF SIBERIA

Изучен 61 вид в основном флоры Тувинской АССР. Числа хромосом определены впервые у *Betula rotundifolia* (2n=28), *Delphinium crassifolium* (n=8), *Corydalis stricta* (2n=16), *Dryas sumneviczii* (2n=18), *Astragalus propinquus* (2n=16), *Hedysarum consanguineum* (2n=14), *H. sangilense* (2n=16+1B), *Oxytropis eriocarpa* (2n=16, 16+1—3B), *Pedicularis longiflora* (2n=16), *Plantago Komarovii* (2n=12), *Valeriana petrophylla* (2n=14), *Erigeron petiolaris* (2n=18, 36), *Saussurea involucrata* (2n=32+1B) и *Youngia tenuicalis* (2n=42).

Для видов *Iris flavissima* (2n=28), *Aconitum pascoi* (2n=32), *Halerpestes salsuginosa* (2n=48), *Leonthopodium ochroleucum* (2n=26), *Oxytropis strobilacea* (2n=48), *Saussurea subacaulis* (2n=54; n=24), *Senecio turczaninovii* (2n=104) найдены новые числа хромосом.

У *Phleum phleoides*, *Veratrum lobelianum*, *Astragalus propinquus*, *Hedysarum sangilense*, *Oxytropis eriocarpa*, *Saussurea involucrata* обнаружены добавочные хромосомы (В-хромосомы).

Проведено изучение хромосомных чисел у 61 вида растений из разных семейств, у 14 числа хромосом определены впервые. У 7 видов обнаружены новые хромосомные расы, у 6 — В-хромосомы. В основном изучали виды флоры Тувинской АССР. Сбор материала проводили С. А. Красникова, А. А. Красников, В. М. Ханминчун, М. Н. Ломоносова. Видовую принадлежность растений определили В. М. Ханминчун и А. А. Красников. Методика работы описана ранее (Ростовцева, 1976а).

Для наиболее интересных и редких видов ниже приводятся типы их ареалов и характер распространения.

Koeleria cristata.[1] Обычен в степном и лесном поясах. Для этого вида указываются разные числа хромосом, в том числе присутствие добавочных хромосом: 2n=14, 14 + 1—2B, 28, 42, 70 (ХЧЦР,[2] 1969; Соколовская, Пробатова, 1977). У растений из Тувы — диплоидное число хромосом 2n=14 (см. таблицу).

У широко распространенного лугово-степного вида *Phleum phleoides* 2n=14. Имеются также добавочные хромосомы от 1 до 8 (ХЧЦР). В нашем материале из Тувы 2n=14 + 1—2B.

---

[1] Названия растений даются по «Флоре СССР» (тт. I—XXX) с учетом «Свода дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

[2] Здесь и далее ссылка на «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) дается в виде: ХЧЦР.

Числа хромосом исследованных видов растений

Семейство, вид	Числа хромосом n	2n	Место сбора, гербарный номер
Poaceae			
Koeleria cristata (L.) Pers.		14	Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, долина правого притока р. Сенек, разнотравно-осочково-злаковая степь
Phleum phleoides (L.) Karst.		14+1—2B	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, хр. Остроконечный Танну-Ола, средняя терраса р. Кускунуг-Хем, злаково-разнотравный лесной луг
Alliaceae			
Allium delicatulum Siev. ex Schult. et Schult. fil.		16	Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, хр. Западный Танну-Ола, долина правого притока р. Сенек, полынно-житняковая степь на песке
A. lineare L.		16	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, долина ручья в междуречье рек Шурмак и Кускунуг-Хем, опушка леса, остепненный склон
Liliaceae			
Tulipa uniflora (L.) Bess. ex Baker		24	Тувинская АССР, Пий-Хемский р-н, окр. с. Аржан, злаково-осочковая степь по южному склону
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce		20	Новосибирская обл., окр. Академгородка, в лесу
Veratrum lobelianum Bernh.		32+2B	Новосибирская обл., окр. Ботанического сада, в логу
Iridaceae			
Iris flavissima Pall.		28	Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, междуречье рек Сенек и Барык, юго-западный склон, осочково-полынная степь на опушке соснового бора
Betulaceae			
Betula rotundifolia Spach		28	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, бассейн р. Эрзин, верховье р. Кара-Суг, приток р. Улар, ерники, № 111
Ranunculaceae			
Aconitum barbatum Pers.	8		Тувинская АССР, Тоджинский р-н, долина р. Сыстыг-Хем, заболоченный луг вблизи пос. Сыстыг-Хем
A. decipiens Worosch. et Anfalov		16 16+1B 16+2B	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. пос. Кызыл-Хая, юго-восточный склон горы Монгун-Тайга, русло временного водотока
A. leucostomum Worosch.	8	16	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Джеты-Тей в среднем течении, крупнокаменистые зарастающие осыпи
A. pascoi Worosch.		32	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык, 2300 м над ур. м., разнотравно-мелкодерновинный каменистый склон, № 45
	16	32	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Джеты-Тей в среднем течении, разнотравно-злаково-осоковый луг
Delphinium crassifolium Schrad. ex Spreng.	8		Тувинская АССР, Пий-Хемский р-н, окр. с. Аржан
Halerpestes salsuginosa (Pall. ex Georg) Greene		48	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. горы Монгун-Тайга, русло р. Аспайты, заболоченный берег ручья, № 48

Семейство, вид	Числа хромосом n	2n	Место сбора, гербарный номер
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge		16	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, истоки р. Кара-Бельдыр, мелкокаменистая осыпь в долине ручья, 2800 м над ур. м., № 99
Pulsatilla turczaninovii Kryl. et Serg.		16	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. п. Кызыл-Хая, лиственничный лес, 2400 м над ур. м., субальпийский луг, № 124
Ranunculus altaicus Laxm.		16	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Джеты-Тей в среднем течении, по берегу ручья, возле снежника
		16	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, берег ручья, истоки р. Кара-Бельдыр, 2900 м над ур м., № 118
R. borealis Trautv.		28	Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, долина правого притока р. Сенек, разнотравно-злаковый луг у дороги в пойменном разнотравно-еловом лесу
R. gmelinii DC.		32	Тувинская АССР, Тоджинский р-н, берег р. Сыстыг-Хем вблизи пос. Сыстыг-Хем, лужа в березовом лесу
R. monophyllus Ovcz.		32	Новосибирская обл., окр. Академгородка
R. natans C. A. Mey.		16	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, бассейн р. Шара-Хорагай, устье рек Кара-Бельдыр и Узюк, в ручье, 2400 м над ур. м., № 80
Thalictrum alpinum L.		14	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык, 2300 м над ур. м., осоковая лужайка на галечнике, № 43
Papaveraceae			
Corydalis stricta Steph. ex Fisch.		16	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. пос. Кызыл-Хая, в 15 км на юг, южный склон горы Эрен-Карагач, 2750 м над ур. м., на пятнах дресвы среди щебнистых осыпей, № 133
Brassicaceae			
Camelina microcarpa Andrz.		≈18—20	Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, правый приток р. Сенек, залежь
Rosaceae			
Coluria geoides (Pall.) Ledeb.		14	Тувинская АССР, Пий-Хемский р-н, окр. с. Аржан, злаково-осочковая степь
Dryas octopetala L.		18	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. пос. Кызыл-Хая, юго-восточный склон горы Монгун-Тайга, кобрезиево-дриадовая тундра, № 125
D. sumneviczii Serg.		18	Прибайкалье, берег оз. Байкал, мыс Зугдик, на скалах
Fabaceae			
Astragalus frigidus (L.) A. Gray		16	Тувинская АССР, Пий-Хемский р-н, окр. дер. Пий-Хем, лиственнично-тополевый лес
A. propinquus Schischk.		16+2B	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, долина р. Кускуннуг-Хем, галечники
Caragana bungei Ledeb.		16	Тувинская АССР, 17 км восточнее г. Кызыла, терраса р. Каа-Хем
C. spinosa (L.) DC.		32	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, пойма р. Тес-Хем

Семейство, вид	Числа хромосом		Место сбора, гербарный номер
	n	2n	
Hedysarum consanguineum DC.		14	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, верховье р. Кара-Суг, хр. Бурхан-Дони, юго-западный склон, 2230 м над ур. м., лиственничное редколесье с ерником
H. sangilense Krasnob. et Timochina		16+1B	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, хр. Остроконечный Танну-Ола, хр. Ак-Даш, скалы
Oxytropis eriocarpa Bunge		16 16+1—3B	Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, долина правого притока р. Сенек, южный склон, на скалах, ≈1200 м над ур. м.
O. strobilacea Bunge		48	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, хр. Сангилен, истоки р. Сольбердер (приток р. Балыг-Тыг-Хем), каменистая осыпь, 2450 м над ур. м.
Polemoniaceae			
Polemonium caeruleum L.		18	Новосибирская обл., окр. Ботанического сада, берег р. Зырянки, напротив систематикума
Scrophulariaceae			
Pedicularis compacta Steph.		16	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык, широкая плоская долина реки, ячменево-разнотравно-осочковый альпийский луг, № 43
P. incarnata L.		16	Тувинская АССР, Тес-Хемский р-н, нагорье Сангилен, бассейн р. Шурмак, верховье р. Кускуннуг-Хем, галечники
P. longiflora J. Rudolph		16	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. горы Монгун-Тайга, русло р. Аспайты, заболоченный берег ручья, № 132
Veronica longifolia L.		≈34	Тувинская АССР, Тес-Хемский р-н, нагорье Сангилен, бассейн р. Шурмак, верховье р. Кускуннуг-Хем, галечники
Plantaginaceae			
Plantago komarovii Pavl.		12	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, хр. Цаган-Шибету, верховье р. Барлык в окр. перевала Коге-Даба, 2400 м над ур. м., прострело-типчаковая степь, № 33
Valerianaceae			
Valeriana petrophila Bunge		14	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, бассейн р. Шара-Хорагай, устье рек Кара-Бельдыр и Узюк, 2400 м над ур. м., щебнистый склон, № 76
Asteraceae			
Artemisia glauca Pall. ex Willd.		18	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык, широкая плоская долина реки, ячменево-разнотравно-осочковый альпийский луг, 2700 м над ур. м., № 43
A. laciniata Willd.		≈56—60	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык, широкая плоская долина реки, ячменево-разнотравно-осочковый альпийский луг, 2700 м над ур. м.

Семейство, вид	Числа хромосом n	Числа хромосом 2n	Место сбора, гербарный номер
Aster alpinus L.		36	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Усту-Гимате, злаково-полынная степь
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.		8	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Усту-Гимате, разнотравно-осоковый луг в долине, № 148
C. crocea (Lam.) Babc.		16	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Усту-Гимате, в 2 км выше устья, галечники по берегу
C. tectorum L.		8	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Алты-Гимате, разнотравно-осоковый луг в долине
Erigeron petiolaris Vierh.		18	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык, широкая плоская долина реки, ячменево-разнотравно-осочковый альпийский луг, № 43
		36	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. пос. Кызыл-Хая, 2800 м над ур. м., восточный склон горы Монгун-Тайга, русло временного водотока, щебнистые осыпи, № 129
Leontopodium ochroleucum Beauverd		26	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык, 2700 м над ур. м., альпийская лужайка
Saussurea involucrata (Kar. et Kir.) Sch. Bip.		32+1B	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Кара-Бельдыр, 2800 м над ур. м., крупнокаменистые осыпи, № 94
S. schanginiana (Wyld.) Fisch. ex Herd		36	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. пос. Кызыл-Хая, юго-восточный склон горы Монгун-Тайга, кобрезиево-дриадовая тундра, № 125
S. subacaulis (Ledeb.) Serg.		52	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык, широкая плоская долина реки, ячменево-разнотравно-осочковый альпийский луг, № 43
	24	48	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык, 2300 м над ур. м., разнотравно-мелкодерновинный каменистый склон
Scorzonera radiata Fisch. ex Ledeb.		14	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. пос. Кызыл-Хая, кобрезиево-дриадовая тундра на склоне горы Монгун-Тайга, № 125
Senecio asiaticus Schischk. et Serg.		48	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Усту-Гимате, разнотравно-злаковый луг
		48	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. пос. Кызыл-Хая, 2400 м над ур. м., лиственничный лес, субальпийский луг, № 124
S. campestris (Retz.) DC.		≈46—48	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык, широкая плоская долина реки, ячменево-разнотравно-осочковый альпийский луг, № 43
S. turczaninovii DC.		104	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, истоки р. Кара-Бельдыр, 3000 м над ур. м., альпийская лужайка, № 117
Tragopogon orientalis L.		12	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Алты-Гимате, в 2 км выше устья, разнотравно-злаковый луг
Youngia tenuicaulis (Babc. et Stebb.) Czer.		42	Там же, мелкокаменистые осыпи



Метафазные пластинки.

а — *Allium delicatulum*, 2n=16; *б* — *Aconitum pascoi*, 2n=32; *в* — *Ranunculus borealis*, 2n=28.

Число хромосом у туранского пустынно-степного вида *Allium delicatulum* определено нами ранее 2n=16 (Ростовцева, 1977). Хромосомы крупные, от 7.8 до 12.2 мкм, метацентрические (рис. 1, *а*). Спутники наблюдались у самых крупных и у шестой по величине пары хромосом.

У горного *Allium lineare* 2n=16, что подтверждает имеющиеся в литературе данные (ХЧЦР; Малахова, 1971).

Число хромосом, обнаруженное у горно-степного *Tulipa uniflora*, подтвердило более ранние определения (Красноборов, Ростовцева, 1975).

Для лугово-лесного вида *Polygonatum odoratum* было известно 2n=20, 26, 28, 30 (ХЧЦР). У представителей Прибайкалья и Алтая 2n=20 (Ростовцева, 1977). В нашем материале из Новосибирской обл. также оказалось 2n=20.

Для *Veratrum lobelianum* указывается 2n=32 (Малахова, 1971; Крогулевич, 1976а, б, 1978 и др.). У растений из Новосибирской обл. мы обнаружили В-хромосомы: 2n=32 + 2B.

Iris flavissima. Центральноазиатско-южносибирский горно-степной вид. Для него известно 2n=22 (ХЧЦР). По нашим данным, 2n=28, что является новым числом для этого вида.

У южносибирского вида *Betula rotundifolia* число хромосом определено впервые 2n=28.

Для *Aconitum barbatum* и *A. leucostomum* указывается 2n=16 (ХЧЦР; Красноборов, 1976; Крогулевич, 1978). Наши данные подтверждают это.

Число хромосом у тувинско-алтайского эндемика *A. decipiens* из Тувы 2n=16, 16 + 1—2B. Ранее указывалось 2n=16 (Ростовцева, Дюрягина, 1977). Нами обнаружено присутствие 1—2B-хромосом.

У тувинско-саянского *A. pascoi* для Западного Саяна указывается 2n=16 (Ануфриенко, Ростовцева, 1972). У образцов из двух местообитаний юго-западной Тувы число хромосом оказалось тетраплоидным 2n=32, что является новым для этого вида. Хромосомы размером от 2.3 до 7.5 мкм (рис. 1, *б*).

Для *Delphinium crassifolium*, растения лесного пояса, число хромосом определено впервые n=8.

Halerpestes salsuginosa — характерное растение засоленных местообитаний. У этого вида известно 2n=16 (ХЧЦР). По нашим данным, у растений из Тувы 2n=48, которые являются новой, гексаплоидной, хромосомной расой.

Число хромосом у альпийского вида *Oxygraphis glacialis* 2n=16 подтверждает имеющиеся данные (Жукова, 1966; Крогулевич, 1976б, 1978).

У горно-степного *Pulsatilla turczaninovii* 2n=16, что подтверждает более ранние данные (Ростовцева, 1976б).

Ranunculus altaicus. Для этого альпийского вида указываются разные числа хромосом 2n=16, 70, ≈77 (ХЧЦР; Малахова, 1971). У растений из двух местообитаний Тувы мы нашли 2n=16.

Ranunculus borealis — лесное растение. 2n=14, 28 указывают ряд авторов (ХЧЦР; Жукова, Петровский, 1971; Малахова, 1971; Крогулевич, 1976а, б, и др.). По нашим данным, у растений из Тувы 2n=28 (рис. 1, *в*).

У *Ranunculus gmelinii* известно 2n=16 (Жукова, Петровский, 1976; Крогулевич, 1978) и 2n=32 (ХЧЦР; Жукова, 1966, 1980). В Туве нами обнаружена тетраплоидная раса 2n=32.

Для *Ranunculus monophyllus*, обычного в лесном поясе, указывается 2n=32, 46—48, 48 (ХЧЦР; Крогулевич, 1976б, 1978; Жукова, 1980). В Новосибирской обл. нами определено 2n=32.

У *Ranunculus natans* 2n=16, что подтверждает более ранние сообщения (ХЧЦР; Ануфриенко, Ростовцева, 1972).

Для арктоальпийского *Thalictrum alpinum* указывается 2n=14, 16 (ХЧЦР; Жукова, 1966; Крогулевич, 1976б; Бочанцева, 1972; Жукова, 1980). У растений из Тувы 2n=14.

Corydalis stricta. Число хромосом у этого центрально-азиатского вида определено впервые 2n=16.

Для *Camelina microcarpa* известно 2n=16, 40 (ХЧЦР). У растений из Тувы число хромосом удалось определить приблизительно 2n≈18—20.

Числа хромосом у *Coluria geoides* 2n=14 и *Dryas octopetala* 2n=18, что подтверждает ранее установленные (ХЧЦР).

Впервые определено число хромосом у *Dryas sumneviczii* 2n=18.

У арктоальпийского *Astragalus frigidus* указывалось 2n=16 (ХЧЦР; Жукова, 1966, 1980; Жукова, Петровский, 1976). Наши данные подтвердили это число.

Число хромосом для лугово-лесного *Astragalus propinquus* определено впервые 2n=16 + 2B. Найдены две B-хромосомы.

Caragana bungei. Число хромосом у этого центрально-азиатского вида определено нами ранее 2n=16 (Ростовцева, 1977). Настоящее исследование подтверждает это число.

Для тувинско-саяно-монгольского *C. spinosa* указывается 2n=16, 32 (ХЧЦР). У растений из Тувы 2n=32.

У *Hedysarum consanguineum* 2n=14 и *H. sangilense* 2n=16+1B числа хромосом определены впервые. У тувинского эндемика *H. sangilense* найдена одна B-хромосома.

Впервые определено число хромосом у монгольско-алтайско-саянского *Oxytropis eriocapra* 2n=16, 16 + 1—3B. Обнаружены 1—3 B-хромосомы.

Oxytropis strobilacea. Для этого вида в литературе указывается 2n=16, 32, 64 (Карташова, Малахова, 1970; Малахова, 1971; Пленник, Ростовцева, 1977; Красноборов и др., 1980). В нашем материале из Тувы 2n=48, что является новым числом для *O. strobilacea*.

У растений лесного пояса *Polemonium caeruleum*, так же как у *Pedicularis compacta* и *P. incarnata*, наши данные подтвердили указанные в литературе (ХЧЦР; Малахова, 1971; Ростовцева, 1977; Крогулевич, 1978, и др.).

Впервые определены числа хромосом для таких редких на юге Сибири видов, как центрально-азиатские *Pedicularis longiflora* 2n=16, *Plantago komarovii* 2n=12 и монгольско-южносибирский *Valeriana petrophylla* 2n=14.

У *Artemisia glauca* указываются числа хромосом 2n=18, 36 (ХЧЦР). У растений из Тувы найдено 2n=18.

Для *A. laciniata* указывается 2n=18 (Крогулевич, 1978; Ростовцева, 1979). У тувинских растений число хромосом удалось определить приблизительно 2n≈56—60.

Для *Aster alpinus* в литературе сообщаются числа хромосом 2n=18, 27, 36 (ХЧЦР; Ростовцева, 1976в, и др.) Найдена одна В-хромосома (Ростовцева, 1979). В нашем материале из Тувы представители этого вида оказались тетраплоидными 2n=36.

У *Crepis chrysantha*, *C. crocea* и *C. tectorum* наши определения подтверждают имеющиеся данные (ХЧЦР; Крогулевич, 1968; Жукова, Петровский, 1975; Ростовцева, 1979, и др.).

Число хромосом у *Erigeron petiolaris* определено впервые. В одном местообитании Тувы были установлены диплоидные 2n=18, а в другом — тетраплоидные 2n=36 формы.

Для *Leonthopodium ochroleucum* число хромосом определено лишь приблизительно 2n≈50 (Крогулевич, 1976а). В нашем материале у растений из высокогорного местообитания 2n=26.

У *Saussurea involucrata* число хромосом определено впервые 2n=32 + 1B. Найдена одна В-хромосома.

Число хромосом у *S. schanginiana* из Тувы 2n=36 подтверждает имеющиеся данные (Малахова, 1971; Жукова, Петровский, 1975, и др.).

S. subacaulis. Число хромосом определено лишь приблизительно 2n≈50 (Крогулевич, 1976а). По нашим данным, в одном местообитании Тувы формы с 2n=52, а в другом — 2n=48. По-видимому, это две хромосомные расы этого вида.

У *Scorzonera radiata* и *Senecio asiaticus* числа хромосом соответственно 2n=14 и 2n=48, что подтверждает прежние сообщения (Малахова, 1971; Крогулевич, 1976а; Ростовцева, 1976а—в).

Senecio campestris. Для этого вида указываются 2n=46, 46—48, 48, 90 (ХЧЦР; Малахова, 1971). Нами определено число хромосом приблизительно 2n≈46—48.

Для *S. turczaninovii* известны числа хромосом 2n=90, 92, n=24 (Крогулевич, 1976а; Красноборов, 1976; Ростовцева, 1979). У растений из высокогорного местообитания Тувы обнаружено 2n=104, что является новым числом для этого вида.

Число хромосом у *Tragopogon orientalis* 2n=12 подтверждает имеющиеся данные (ХЧЦР).

У *Youngia tenuicaulis* число хромосом определено впервые 2n=42.

ЛИТЕРАТУРА

Ануфриенко Т. Б., Ростовцева Т. С. (1972). Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae*. ДАН СССР, 206, 5. — Бочанцева В. В. (1972). Хромосомные числа некоторых видов *Thalictrum* L. в Европейской части СССР. Бот. ж., 57, 8. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1980). Хромосомные числа некоторых видов растений Южной Чукотки. Бот. ж., 65, 1. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1971). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. Бот. ж., 56, 2. — Жукова П. Г. Петровский В. В. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1976). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. II. Бот ж., 61, 7. — Карташова Н. Н., Малахова Л. А. (1970). Кариологическая характеристика некоторых видов бобовых юго-восточного Алтая. В кн.: Проблемы комплексного изучения географического района и методика краеведческой работы в школе, сер. биол. Новокузнецк. — Красноборов И. М. (1976). Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, Наука. — Красноборов И. М., Ростовцева Т. С. (1975). Числа хромосом некоторых видов растений на юге Сибири. Бот. ж., 60, 6. — Красноборов И. М., Ростовцева Т. С., Лигус С. А. (1980). Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 65, 5. — Крогулевич Р. Е. (1968). Числа хромосом и эколого-географическая характеристика некоторых растений Станового нагорья. Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 15. — Крогулевич Р. Е. (1976а). Числа хромосом некоторых видов растений Тункинских Альп (Восточный Саян). Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 15, 3. — Крогулевич Р. Е. (1976б). Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, Наука. — Крогулевич Р. Е. (1978). Флора Прибайкалья. Новосибирск, Наука. — Малахова Л. А. (1971). Числа хромосом высокогорных растений Западного Саяна. Научн. докл. высш. школы. Биол., науки, 1. — Пленник Р. Я., Ростовцева Т. С. (1977). К изучению чисел хромосом у бобовых Южной Сибири. В кн.: Растительные ресурсы Южной Сибири и пути их освоения. Новосибирск, Наука. — Ростовцева Т. С. (1976а). Числа хромосом ряда видов семейства *Apiaceae* на юге Сибири. Бот. ж., 61, 1. — Ростовцева Т. С. (1976б). Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae* Juss. Бот. ж., 61, 8. — Ростовцева Т. С. (1976в). Числа

хромосом некоторых видов сем. *Asteraceae* Dumort. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 99. — Ростовцева Т. С. (1977). Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири. II. Бот. ж., 62, 7. — Ростовцева Т. С. (1979). Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae* Dumort. Бот. ж., 64, 4. — Ростовцева Т. С., Дюрягина Г. П. (1977). Кариологическое изучение алтайских видов рода *Aconitum* L. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 106. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1977). Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*) южной части советского Дальнего Востока. Бот. ж., 62, 8. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л., Наука.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 3 IX 1981.

УДК 582.394.75 (479)

А. М. Аскеров

РЕДКИЕ ПАПОРОТНИКИ КАВКАЗА И ИХ ОХРАНА

A. M. ASKEROV. RARE FERNS OF THE CAUCASUS AND THEIR PROTECTION

Дан список редких папоротников Кавказа, включающий 25 видов, относящихся к 14 родам. Приводятся их географическое распространение, местобитание, причины исчезновения, необходимые меры охраны.

Современная флора Кавказа включает около 70 видов папоротников, относящихся к 28 родам и 18 семействам (не считая гибридов и гибридогенных видов). В результате обработки материалов по изучению папоротников Кавказа, проведенному нами за последние 10 лет, установлено, что из этого числа 25 видов являются редкими. Многие из них встречаются только в определенных, строго ограниченных условиях и находятся под угрозой исчезновения. Особенно нуждаются в специальной охране виды, которые сохранились лишь единичными экземплярами, а также те, о распространении которых известно лишь по литературным источникам и гербариям.

Следует отметить, что большинство видов папоротников характеризуется узкой экологической амплитудой и они очень чувствительны к изменениям условий местообитания, что, по-видимому, является основной причиной уменьшения их численности и исчезновения.

В настоящей статье для характеристики современного состояния популяций видов была использована следующая шкала категорий: 1 — исчезающие или находящиеся под угрозой исчезновения, 2 — очень редкие, 3 — редкие, 4 — сокращающиеся и 5 — неопределенные или малоизученные (Аскеров, 1981) Для всех видов приводятся латинское название, распространение, местообитание и необходимые меры охраны.

В первое издание «Красной книги СССР» (1978) включены всего лишь 3 вида папоротников из флоры Кавказа — *Osmunda regalis* L., *Anogramma leptophylla* (L.) Link и *Woodsia alpina* (Bolt.) S. F. Gray, причем для второго вида не было отмечено его распространение в Талыше, а для последнего — на Кавказе. В этом издании отсутствует также очень редкий папоротник *Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Smith, ранее внесенный в «Красную книгу» (1975).

К сожалению, для большинства нижеприведенных видов специальные меры охраны не разработаны и многие из них отсутствуют в культуре.

Название таксонов в основном соответствуют публикациям автора (Аскеров, 1977а, б).

1. *Dryopteris liliana* Golits. Очень редкий папоротник, был собран только в Аджарии. Известны всего лишь два достоверных местонахождения: Кобулетский р-н, окр. с. Цихисдзири; верховья р. Королисцкали, на горе Мтирала.

Растет на лесистых склонах, в ущельях, в трещинах влажных скал, встречается единичными экземплярами, иногда — небольшими популяциями.

Последняя из известных датировка нахождения вида в природе — 1938 г. (М. Г. Попов). 10 VIII 1981 был обнаружен нами в окр. с. Цихисдзири (классическое местонахождение) на лесном склоне, под пологом лавровишни и рододендрона понтийского.

Необходимы контроль над популяцией и введение в культуру.

2. *D. alexeenkoana* Fomin. Редкий, с сокращающейся численностью вид. Растет главным образом в нижнем горном поясе, в тенистых лесах Колхиды. Необходимо осуществление контроля над популяцией.

3. *D. raddeana* (Fomin) Fomin. Редкий, с сокращающейся численностью вид. Гирканский эндемик. Талыш (Ленкоранский и Астаринский р-ны). Растет в тенистых гирканских лесах нижнего и среднего горных поясов. Ареал вида сокращается в связи с использованием лесных площадей на низменности и частично в предгорьях под сельскохозяйственные культуры.

Необходимы контроль над популяцией, находящейся за пределами Гирканского заповедника, введение в культуру (Аскеров, 1981).

4. *D. villarii* (Bell.) Woynar ex Schinz et Thell. Редкий, европейско-кавказский горный, кальцефильный вид. Встречается в Абзахии (Бзыбский, Гагринский, Мегрельский хребты) и на Западном Кавказе (гора Фишт).

Растет в трещинах скал альпийского и субальпийского поясов на каменистых склонах, нередко образует открытые ценозы (Колаковский, 1980).

Необходимо взять под охрану некоторые характерные популяции в сочетании с представителями растительности щебнистых поверхностей в Абхазии.

5. *Polystichum kadyrovii* A. Asker. et A. Bobr. Очень редкий, кавказский, по происхождению, по-видимому, гирканско-колхидский вид. Был собран в Азербайджане (Ленкоранский р-н, к югу от урочища Ханбулани; на 23 км дороги Масаллы—Ярдымлы; Астаринский р-н, окр. Субтропического совхоза; Ярдымлы, с. Нисэкеле, берег р. Миле-чай) и в Аджарии (Шуахевский р-н, с. Мацквалта).

Растет на береговых скалах, в смешанном гирканском лесу.

Охраняется в Гирканском заповеднике, необходима полная охрана и за пределами заповедника (Аскеров, Бобров, 1972а, б; Аскеров, 1977а).

6. *P. woronowii* Fomin. Редкий, с сокращающимися запасами колхидско-гирканский вид с иррадиацией в Переднюю Азию (Иран, Турция).

Единичными экземплярами, иногда небольшими группами встречается в Колхиде (Абхазия, Аджария, Гурия, Мегрелия) и в Талыше (Ленкоранский и Астаринский р-ны). В 1979 г. нами отмечены небольшие популяции этого вида в Кавказском заповеднике (Хостинская тиссо-самшитовая роща).

Произрастает в тенистых широколиственных лесах на низменности, в нижнем, изредка среднем горных поясах.

Ареал вида сокращается в связи с хозяйственной деятельностью человека (вырубка, пожары, сведение леса и т. д.).

Необходим постоянный контроль над популяцией.

7. *Asplenium daghestanicum* Christ. Исчезающий, малоизученный, дагестанский узкоэндемичный, по-видимому, реликтовый вид. Единственный экземпляр этого вида с этикеткой «Дагестан, Кюринский округ, окр. сел. Буршаг, северный склон горы Ахаахв, 20 V 1902, Алексеенко и Воронов, № 948» обнаружен нами в 1975 г. в гербарии Тбилисского университета. По письменному сообщению английского птеридолога C. R. Fraser-Jenkins, другой экземпляр этого вида («Кюринский р-н, окр. сел. Кураг, 21 V 1902, Алексеенко и Воронов, № 450») хранится в гербарии Г. Христа во Франции (Р). Отмечается также нахождение образцов асплениума дегестанского в Базеле—BAS (Christ, 1906; Фомин, 1913).

Спустя 80 лет этот вид собран нами в двух новых местонахождениях, близких к классическому: Дагестан, между селениями Арсуг и Буршаг, на левом берегу р. Кушеньдеречай, на левом склоне ущелья Кушеньдере (местечко Бицихункариннец), на отвесных глинисто-сланцевых скалах, на высоте 2000 м над ур. м., 19 VII 1982. Вторично он найден в тот же день выше с. Буршаг, в ущелье Ширагдал, на высоте 2200 м, среди лугов, на скалах. Нами установлено, что асплениум дагестанский является типичным альпийским скальным папоротником, приуроченным к сланцам высокогорного Дагестана, и обитает на высоте выше 2000 м над ур. м.; встречается единичными экземплярами и его следует включить в «Красную книгу СССР».

8. *A. hermannii-christii* Fomin. Очень редкий, абхазский, узколокальный литофильный, кальцефильный папоротник, описанный по экземплярам, собранным около с. Калдахвара (ныне с. Бзыбь), на стенах развалин 26 VII 1905 Ю. Н. Вороновым (Фомин, 1913).

Во время экспедиции мы дважды посетили классическое местонахождение этого вида, и 26 VII 1980 он был повторно, после сборов 1905 г., найден нами на стенах Бзыбской крепости. Здесь он произрастает в трещинах между известняковыми блоками в условиях значительного затенения (Колаковский, Аскеров, 1981).

К сожалению, этот вид не включен в «Красную книгу» (1975) и «Красную книгу СССР» (1978), а также не отмечен в числе редких растений флоры Грузии («Берегите дикорастущие. . .», 1977).

9. *A. pseudolanceolatum* Fomin. Редкий, кавказский, по происхождению колхидский, с иррадиацией в Турцию, возможно, и в Иран, петрофильный вид, описанный из окрестностей Боржоми. В горной Колхиде встречается единичными экземплярами. Небольшие популяции этого вида обнаружены нами в Абхазии (на горе Мамдзышха) и в Аджарии (окр. с. Шуахеви). Имеются сборы из Имеретии, Триалетии, Карталинии и Джавахетии, а также из северной Армении (Лори, Чихнагский хр.) и Нагорного Карабаха (Азербайджан, Гадрутский р-н, с. Домы). Карталиния (Пшавский Арагви) и Карабах являются крайними восточными местонахождениями этого вида на Кавказе.

Растет на сланцевых и известняковых скалах, среди камней, в верхнелесном и альпийском поясах, редко по влажным скалам спускается до нижнего лесного пояса, как это было отмечено нами в Аджарии (с. Цихисдзири).

Следует осуществить наблюдения над динамикой популяций.

10. *A. woronowii* Christ. Очень редкий, горный, колхидский, петрофильный вид, описанный из Абхазии (гора Арабиху). Впоследствии он был собран на северном отроге горы Ахаг, на альпийском пастбище Дауч и в Мегрелии — к югу от гор Асхи и Гемра. Нами было обнаружено два новых местонахождения этого вида в Абхазии — на Гагринском хребте: на пастбище Мамдзышха и у подножья горы Шхабашта, в трещинах известняковых скал среди реликтовых «лугов» из *Woronowia speciosa*, на высоте 1850 м над ур. м.; выявлены также гербарные образцы, собранные в Аджаро-Имеретинском (гора Сарбиэла, 2400 м) и Шавшетском (яйлы Мацквалта, 2400 м) хребтах.

Этот реликтовый папоротник, приуроченный в основном к известняковым скалам, должен охраняться повсюду.

11. *Cystopteris montana* (Lam.) Desv. Редкий, древнереликтовый вид. Единичными экземплярами встречается на Главном хребте (от горы Фишт до горы Казбеги).

Обитает на крупнокаменистых известняковых развалах, в пихтовом лесу, в зарослях кавказского рододендрона, до 2350 м над ур. м.

Необходим контроль над небольшими популяциями, находящимися на территориях Кавказского, Тебердинского и Северо-Осетинского заповедников и в Кабардино-Балкарском заказнике. Заслуживает охраны также его наиболее хорошо сохранившиеся реликтовые участки в Юго-Осетии (Эрманское ущелье). Весьма декоративный папоротник. Представляет научный интерес как типичный горный вид.

12. *C. sudetica* A. Br. et Milde. Редкий, палеарктический вид с разорванным реликтовым ареалом. Спорадически встречается в западной и центральной частях Большого Кавказа в пределах Карачаево-Черкесской АО (с. Теберда, устье р. Хаптынара, по рекам Бадук, Пхин, Рожкао и Закан) и в Кабардино-Балкарской АССР (в верховьях р. Чегема и по р. Малке). Отмечен в Сванетии и Чечено-Ингушетии («Флора Грузии», 1971; Галушко, 1978).

Обитает в верхнем лесном поясе в тенистых хвойных или смешанных (буково-пихтово-еловых) лесах, на затененных скалах и каменистых склонах до 2000 м над ур. м.

Очень декоративный и ценный для науки вид, на протяжении всего ареала сохраняет типичный горный характер. Кавказскому и Тебердинскому заповедникам необходимо изучить состояние популяции этого вида и взять его под строгую охрану.

13. *C. regia* (L.) Desv. Редкий, европейско-кавказский, горный, кальцефильный вид, встречающийся только на Главном хребте (Западный Кавказ, верховья р. Белой; Бзыбский хр., в горах Дзышра, Капишха, Тагуджитуара, Хауджал, Япсху, Чапшира; Мегрельский хр., в горах Асхи, Охачкуе). В 1980 г. собран нами на Гагринском хребте, в горах Арабиху, Шхабашта и Мамдзышха. Найден лишь однажды в Хевсуретии (гора Датвиси). Отмечен в Сванетии и Дагестане (Гроссгейм, 1939; «Флора Грузии», 1971).

Растет на известняках альпийского пояса.

Необходимо взять под охрану популяцию на Бзыбском хр., где встречаются обе его разновидности — var. *fumariiformis* Koch и var. *alpina* Koch.

14. *Botrychium virginianum* (L.) Sw. Очень редкий, с сокращающейся численностью, голарктический, лесной, реликтовый вид. Был собран лишь на Большом Кавказе (Азербайджан, Закатальский р-н, окр. с. Али-Байрамлы, урочище Кемер-бина; Дагестан, Сергокалинский р-н, с. Мюрего). В 1980 г. повторно собрать данный вид в отмеченном местонахождении Азербайджана не удалось. По-видимому, он исчез из лесного участка Кемербина вследствие полного нарушения его местообитания.

Растет в ольхово-лапиновых и буковых лесах.

Необходимы обследование местонахождения и полная охрана, а также дальнейшие поиски его в других районах (Аскеров, 1977в, 1981; Аскеров, Раджи, 1980).

15. *Anogramma leptophylla* (L.) Link. Исчезающий, древнереликтовый, литофильный вид, внесенный в «Красную книгу СССР» (1978). Единичными экземплярами встречается на Апшероне — в 6 км к северо-западу от ст. Пута; на западной вершине горы Кергез; в Талыше — Ленкоранский (гора Насуаку) и Астаринский (с. Пенсар и вблизи совхоза «Аврора») р-ны (Бурчак-Абрамович, 1945, 1947; Цвелев, Бобров, 1966; Аскеров, 1972, 1977а, 1981). Имеются сборы также из Аджарии: Батуми (6 V 1918, W. Kurz, TGM); Хелвачаурский р-н, между селениями Гонио и Сарпи (4 VIII 1981, А. Аскеров). Отмечен А. В. Фоминым (1913) и А. А. Гроссгеймом (1939) из Гурии (между Поти и Супса).

Растет в трещинах скал, в железняково-дубовых вторичных лесных формациях, на желтоземных почвах.

Необходимы обследования всех известных местонахождений этого вида и поиски его в других районах.

В «Красной книге СССР» (1978) этот папоротник не указан для флоры Талыша.

16. *Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Smith. Очень редкий, почти исчезающий, древнереликтовый вид, внесенный в «Красную книгу» (1975).

В СССР встречается только в Аджарии: Кобулетский р-н (левый приток р. Чаквисцкали — Попов, 1939, 1940; ущелье р. Сачохиас, впадающей в р. Сохорели, левый приток Чаквы, 16 IX 1946, В. Б. Сочава (BAT) — Сочава, 1947а, б; ущелье р. Чаквы, в 3 км выше с. Хала, 2 V 1959, А. П. Хохряков (BAT); там же, 3 V 1959, он же (MHA); там же, окр. с. Квирике, 24 I 1966, он же (MHA); ущелье р. Королисцкали, гора Мтирала, ниже орфанидезиевого ущелья, 2 VIII 1964, Т. С. Татишвили (BAT); ущелье р. Дехва, выше с. Дагвы, 250 м над ур. м., 29 VI 1965, А. А. Дмитриева, В. М. Мемиадзе (BAT); окр. с. Чаквистави — Мемиадзе, 1980); Хелвачаурский р-н (окр. с. Ахалшена, 31 V 1951, работники по паспортизации пастбищ МСХ (BAT); в 6—7 км от с. Чаисубани (Ортубатуми), вверх по течению р. Королисцкали, в нижней части ее правого притока — речки Попашлава, 18 IX 1958—Бурчак-Абрамович, 1962; над с. Сарпи, Чарналское ущелье, 26 VII 1977, В. М. Мемиадзе, М. Цицвидзе, BAT — Мемиадзе, 1980).

Летом 1981 г. этот вид был найден нами в двух местонахождениях в Аджарии: 1) ущелье р. Дехва, выше с. Дагвы на высоте 400 м, на правом берегу реки, на стволах лавровишневого дерева со мхом; 2) Зеленый мыс, на высоте 50 м, на левом берегу ручья, в тенистом глубоком лесном ущелье, на камнях со мхом, где переплетаются полувысохшие ветви рододендрона, лавровишни и плюща.

Во всех местонахождениях гименофиллум приурочен к смешанным и лиственным тенистым лесам, к глубоким, очень влажным приморским ущельям и встречается с лавровишней почти во всех местонахождениях.

Гименофиллум очень чувствителен к изменениям окружающей среды. Пожары, вырубки, выпас животных вызывают изменение влажности леса, способствуют его осветлению, что, по-видимому, является главной причиной вымирания этого вида.

Необходима охрана всех местонахождений этого папоротника.

17. *Marsilea strigosa* Willd. Исчезающий, малоизученный, реликтовый вид. На Кавказе известен только в Азербайджане (Талыш, Масаллинский р-н, окр. с. Хырмандалы).

Был собран на низменности в посевах риса.

За последние годы местообитания этого вида сильно нарушены осушением болот и другими мелиоративными работами, и последующие его поиски не дали положительных результатов.

Необходимы дополнительные поиски, обследования состояния вида в природе и полная охрана (Аскеров, 1981).

18. *Ophioglossum lusitanicum* L. Очень редкий, исчезающий, древнереликтовый вид. Был собран в Абхазии (окр. селений Дранд, Пшапы, Ганахлеба, Скурча), в Гурии (окр. оз. Палестоми), в Аджарии (Хелвачаурский р-н, окр. с. Королистави и в окр. Батуми), в Азербайджане (Ленкоранский р-н, с. Гавзава). Приводится из Кобулети и Лагодехи (Гроссгейм, 1939; Дмитриева, 1960; «Флора Грузии», 1971).

Растет на приморских песках, среди кустарников в моховом покрове, на приморской равнине и в предгорьях, во влажных местах.

После 1954 г. этот папоротник на Кавказе, по-видимому, не собирался.

Необходимо обследовать известные местонахождения этого вида и обеспечить его охрану (Колаковский, 1980; Аскеров, 1981).

19. *Osmunda regalis* L. Редкий, с сокращающимися запасами, древнереликтовый вид, внесенный в «Красную книгу» (1975) и в «Красную книгу СССР» (1978). Единичными экземплярами, иногда небольшими группами встречается на Черноморском побережье Кавказа (Абхазия, Гурия, Аджария). В Абхазии этот вид был широко распространен на Пицунде, на Лидзавской низменности. Однако за последние годы популяции его в значительной мере уничтожены вследствие проведения мелиоративных работ. Исследованные местонахождения осмунды в окрестностях озер Анышцхара и Инкит являются наиболее крупными в Абхазии. Необходимо включение этих остатков третично-реликтовых формаций с осмундой в систему существующего Пицунда-Мюссерского заповедника (Колаковский, Аскеров, 1981).

В Аджарии данный вид встречается в приморской полосе и в предгорье, изредка по речным долинам проникает в средний лесной пояс (пос. Кеда, с. Чахати, Кинтришское ущелье). Наиболее хорошо представлен в Кобулетских торфяных болотах. Как показали наши наблюдения, здесь в результате многолетней разработки торфа, осушения болот и уничтожения ольшаников заметно поредели заросли осмунды. Необходимо взять под строгую охрану ее сохранившиеся популяции и вести наблюдения над их динамикой.

Крупные местонахождения были отмечены в Имеретинской бухте, около Адлера, на площади 3 га, и в Колхидской низменности, впоследствии эти участки были осушены и сейчас заняты сельскохозяйственными культурами (Дмитриева, 1971, 1979; Бурчак-Абрамович, 1973). Наши поиски в 1979 г. в окр. Адлера не увенчались успехом.

Единственный экземпляр *O. regalis* хранится в гербарии Института ботаники АН АзССР: окр. Ленкорани, 1924 г., П. Гурийский. Впоследствии этот вид в Азербайджане никем не собирался.

O. regalis относится к одному из 62 видов редких растений флоры СССР, подлежащих строгой охране на территории СССР (Белоусова и др., 1979).

20. *Cheilanthes pteridioides* (Reichard) C. Chr. Очень редкий, почти исчезающий, древнесредиземноморский, с иррадиацией на восток до Западных Гималаев, литофильный, кальцефильный вид.

На Кавказе был собран в Дагестане (Левашинский р-н, окр. с. Хаджалмахи), на Апшероне (пос. Дуванный, на горе Кызыл-кум) и в Армении (окр. пос. Мегри, с. Нювади и выше с. Шванидзор — Аскеров, 1972, 1977а, 1980, 1981; Сагателян, 1980).

Растет на сухих каменистых местах среди ксерофильных кустарников, в трещинах затененных скал, до 700—800 м над ур. м.

Необходимы обследования местонахождений и полная охрана.

21. *Pteris cretica* L. Редкий, с сокращающимися запасами вид. Единичными экземплярами, иногда небольшими популяциями встречается в Колхиде и в Талыше.

Растет в нижнем горном поясе в тенистых широколиственных лесах, по склонам, в кустарниках, особенно на кислых почвах и красноземах.

В результате хозяйственных мероприятий ареал вида сокращается. Часть местонахождений охраняется в Гирканском заповеднике. Необходим контроль за состоянием популяций и в остальных местонахождениях.

22. *Thelypteris palustris* Schott. Редкий, древнереликтовый, болотный вид с сокращающимися запасами. На Северном Кавказе в 20-е годы собирался в бассейне р. Кубани (Темрюк), в Ставропольском крае (окр. Рыбного озера). В Закавказье этот вид был широко распространен в Колхидской низменности. Осушение болот и расширение сельскохозяйственных угодий на равнинах привели к резкому сокращению его ареала. В Абхазии наиболее хорошо сохранился на берегах оз. Анышцхара, где он часто вместе с *Cicuta virosa* образует узкую полоску перед сплошной стеной тростника. По-видимому, подобные стации и соответствующие им ценозы существовали и в третичное время. Необходимо сохранить эту оригинальную экосистему с водно-болотной растительностью на берегах озер Анышцхара и Инкит, объявив их заповедными (Колаковский, Аскеров, 1981). Имеются сборы данного вида из Аджарии (Кобулетские и Гонийские болота), но наши поиски на Кобулетских торфяных болотах и в окр. с. Гонио не дали положительных результатов. Телиптерис был собран также в Восточной Грузии (бассейн р. Алазани, оз. Тба-цвери) и в Азербайджане (Большой Кавказ, Куткашенский р-н, окр. с. Нюр-кышлак; Малый Кавказ, Агдамский р-н, селения Хиндрыстан и Бойахмедлы); Талыш (Астаринский — селения Арчиван и Машхан—и Лерикский — с. Верхняя Сиов — р-ны — Аскеров, 1977а, 1981). Отмечен из Дагестана (по берегам рек Акташ и Терек), Рача-Лечхумии и Имеретии («Флора Грузии», 1971; Аскеров, Раджи, 1980).

Обитает в тенистых лесах, часто в ольшаниках, среди кустарников, в зарослях тростника, по окраинам болот, по берегам озер и водоемов.

Необходима полная охрана всех местонахождений.

23. *Woodsia alpina* (Bolt.) S. F. Gray. Редкий, арктоальпийский, литофильный реликт, внесенный в «Красную книгу СССР» (1978). Спорадически встречается по выходам сланцевых и изверженных пород на Главном Кавказском хребте, особенно в его центральной и восточной частях. Наиболее редок этот вид на Малом Кавказе. Здесь он был собран в Аджарии (Имеретинский хр., гора Сармикели; Шавшетский хр., яйлы Мацквалта; Арсианский хр., окр. с. Тхилвани), на юго-востоке Грузии (р. Кциа) и в Азербайджане (окр. оз. Гейгель; Нагорный Карабах, окр. пос. Джебраил). Имеются сборы из Талыша (в 8—10 км к югу от с. Лерик; окр. с. Вергядуз Ярдымлинского р-на) и Армении (гора Хуступ в Кафанском р-не — Габриэлян, Еленевский, 1961; Аскеров, Бобров, 1972б; Аскеров, 1977а, 1981).

Произрастает в верхнем и альпийском горных поясах в трещинах и в тени скал, на каменистых и скалистых местах, по-видимому, избегает известняков.

Высокодекоративный, ценный для науки вид, нуждается в контроле за численностью популяций.

В «Красной книге СССР» (1978) для флоры Кавказа не указан.

24. *W. ilvensis* (L.) R. Br. Исчезающий, малоизученный, арктоальпийский литофильный, древнереликтовый вид. Известен только из Северного Кавказа. Был собран Х. Стевеном в окр. Кисловодска, в верховьях р. Подкумок. В Гербарии БИН АН СССР (LE) находятся еще экземпляры Стевена с общим указанием: Кавказ. Установить точно место сбора этих экземпляров не представляется возможным. Был найден и в Кабардино-Балкарии, по р. Эшкакон; в верховьях р. Харбаз у северного подножья Эльбруса (Галушко, Кудряшова, 1962). Однако эти местонахождения не отмечены в последующей работе А. И. Галушко (1978).

Растет на скалах из гранита и других горных пород.

Необходимы поиски, выявление состояния вида в природе и полная охрана.

25. *W. glabella* R. Br. Очень редкий, почти исчезающий, малоизученный, арктоальпийский, литофильный реликт. Единичными экземплярами встречается на Большом Кавказе, в пределах Кабардино-Балкарии — по Череку (пос. Карасу, Псыгансу, окрестности Голубых озер) и Чегему (на скалах правого притока, впадающего в эту реку в районе водопадов), в Дагестане — в окр. селений Ботлих, Дейбук, Гелли, Чушар, в урочище Экитерек и отмечается из Юго-Осетии (Галушко, Кудряшова, 1962; «Флора Грузии», 1971; Аскеров, Раджи, 1980). На малом Кавказе собран только на Муровдаге в горах Гямыш и Кяпаз (Аскеров, 1977а).

На востоке ареал этого вида доходит до северного склона Шахдага (с. Лаза Кусарского р-на Азербайджанской ССР.)

На Кавказе следует также осуществить наблюдения над динамикой популяций следующих видов: *Blechnum spicant*, *Polypodium australe*, *Salvinia natans*, *Ophioglossum vulgatum*, *Notholeana marantae*, *Cryptogramma crispa*, *Adiantum capillus-veneris*, *Gymnocarpium robertianum*.

ЛИТЕРАТУРА

Аскеров А. М. (1972). Новые данные о распространении папоротников в Азербайджане. ДАН АзССР, 3.—Аскеров А. М. (1977а). *Pteridophyta* Азербайджана. Бот. ж., 62, 7. — Аскеров А. М. (1977б). Новые данные о папоротникообразных Кавказа. ДАН АзССР, 8. — Аскеров А. М. (1977в). Гроздовник виргинский — новый вид для флоры Кавказа. Бот. ж., 62, 9. — Аскеров А. М. (1980). *Cheilanthes pteridioides* (Reich.) C. Chr. — новый вид для флоры Армении. ДАН АзССР, 11—Аскеров А. М. (1981). Редкие и исчезающие виды папоротникообразных растений Азербайджана и их охрана. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 122. — Аскеров А. М., Бобров А. Е. (1972а). К систематике некоторых родов папоротников из Талыша. Бот. ж., 57, 10. — Аскеров А. М., Бобров А. Е. (1972б). Папоротники Талыша. Бот. ж., 57, 11. — Аскеров А. М., Раджи А. Д. (1980). Папоротники Дагестана. ДАН АзССР, 1. — Белоусова Л. С., Денисова Л. В., Никитина С. В. (1979). Редкие растения СССР. М., Лесная промышленность. — Берегите дикорастущие и культурные растения Грузинской ССР. (1977). Ред. Н. Н. Кецховели и др. Тбилиси, Мецниереба. — Бурчак-Абрамович Н. И. (1945). Папоротник *Anogramma leptophylla* Link на г. Кергез (Апшерон). ДАН АзССР, 2. — Бурчак-Абрамович Н. И. (1947). Папоротник *Anogramma leptophylla* на Западном побережье Каспия. Сов. бот., 4. — Бурчак-Абрамович Н. И. (1962). К изучению папоротника *Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Sm. в Аджарии. Бот. ж., 67, 2. — Бурчак-Абрамович Н. И. (1973). К изучению реликтовых форм органического мира на примере папоротников. В кн.: Материалы науч. сессии по вопросам охраны и размножения реликтовых пород Кавказа. Сухуми, Алашара. — Габриэлян Э. Ц., Еленевский А. Г. (1961). Некоторые замечательные черты флоры и растительности горы Хуступ (Зангезур). Изв. АН АрмССР, сер. биол. наук, 14, 1. — Галушко А. И. (1978). Флора Северного Кавказа, 1. Изд. Ростов. унив. — Галушко А. И., Кудряшова Г. Л. (1962). Папоротники Кабардино-Балкарии. Уч. зап. Каб.-Балк. унив., сер. биол. наук, 14. — Гроссгейм А. А. (1939). Флора Кавказа, изд. 2-е, 1. Баку, Изд. Азерб. фил. АН СССР. — Демурова Р. А. (1972). Список папоротникообразных Северной Осетии. Зап. Центр.-Кавк. отд. ВБО, 3. — Дмитриева А. А. (1960). Определитель растений Аджарии. Тбилиси, Изд. АН ГрузССР. — Дмитриева А. А. (1971). Основные черты растительности Батумского побережья. Изв. Батум. бот. сада, 16. — Дмитриева А. А. (1979). Об охране природной флоры Батумского побережья и ущелья р. Аджарисцкали. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 112. — Колаковский А. А. (1980). Флора Абхазии, Изд. 2-е, 1. Тбилиси, Мецниереба. — Колаковский А. А., Аскеров А. М. (1981). Новые данные по птеридофлоре Абхазии. Сообщ. АН ГССР, 102, 2. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Л., Наука. — Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. (1978). М., Лесная промышленность. — Мемиадзе В. М. (1980). Еще раз о тонколистнике тундбриджском в Аджарии. Вопр. биоэкол. местных и интродуц. раст. Батум. бот. сада, 24. — Попов М. Г. (1939). Поразительная находка тропического папоротника в горах Аджарии. Сов. бот., 8. — Попов М. Г. (1940). *Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Sm. — новый гражданин Кавказской флоры. Заметки по систематике и географии растений. Тбилиси, 9. — Сагателян А. А. (1980). Новые и редкие виды флоры Мегринского района Армении. Бот. ж., 65, 9. — Сочава В. Б. (1947а). Геоботанические наблюдения в горах и ущельях Мало-Аджарского хребта. Сов. бот., 5. — Сочава В. Б. (1947б). Позиции некоторых реликтов древней флоры в современных фитоценозах Кавказа. ДАН СССР, 3. — Флора Грузии. (1971). Изд. 2-е. Тбилиси, Мецниереба. — Фомин А. В. (1913). *Pteridophyta* флоры Кавказа. Юрьев. — Цвелев Н. Н., Бобров А. Е. (1966). О некоторых наиболее редких видах флоры Талыша. Нов. сист. высш. раст., 3. — Christ H. (1906). Deux fougères nouvelles du Caucase. Monit. Jard. Bot. Tiflis, 6.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 12 I 1981.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(474.5)

А. А. Лякавичюс

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ЛИТВЫ

A. A. LYAKAVICHIUS. NEW AND RARE PLANT SPECIES OF LITHUANIA

Как было уже указано в наших предыдущих статьях (Лякавичюс и др., 1977; Лякавичюс, 1982) о новых и редких видах растений Литвы, список флоры республики и сведения о распространении отдельных видов постоянно пополняются.

Приводятся данные о некоторых видах растений, собранных во время летних экспедиций 1980—1981 гг. в основном в южной и юго-восточной частях Литвы.

Potamogeton×*meinshauzenii* Juz. (*P. pectinatus* L.×*P. vaginatus* Turcz.). Очень редкий гибрид, известный только из 3 пунктов в Литовской ССР («Lietuvos TSR flora», 6, 1980) и из Ленинградской обл. Один из его родительских видов, а именно рдест влагалищный, до сих пор в Литве не найден. В 1981 г. этот гибрид был собран недалеко от одного уже известного его местопроизрастания в Тракайском р-не, на территории заказника Аукштадварис, в оз. Драбужайтис (В. Мотекайтите, 20 VIII 1981).

Potamogeton wolfgangii Kihlm. Бореальный вид, произрастающий в озерах северной части Евразии. В Литве до сих пор были известны 3 местонахождения рдеста Вольфганга («Lietuvos TSR flora», 2, 1963). В 1981 г. этот рдест был найден в довольно большом количестве в нескольких озерах на территории заказника Аукштадварис (В. Мотекайтите, 20—21 VIII 1981).

Gagea pratensis (Pers.) Dumort. Субмеридионально-умеренный субокеанический вид, распространенный в центральной и южной частях Европы и в Малой Азии. В Литве гусиный лук луговой был известен лишь из окрестностей г. Каунаса (Snarskis, 1954). Мы нашли этот вид обильно произрастающим в нескольких пунктах около с. Круонис (Кайшядорский р-н), на травянистых склонах древней долины р. Нямунас и его небольшого притока Лапайня (А. Лякавичюс, 12 V 1980; З. Гуджинскас, 15 V 1981). Это местообитание можно рассматривать в качестве более древнего по сравнению с упомянутым выше в окрестностях г. Каунаса, ибо последнее находится вниз по течению р. Нямунас, северо-западнее нами обнаруженного, а продвижение вида из Средней Европы должно было происходить в свое время с юго-востока на северо-запад именно по долине р. Нямунас. Примечательно еще и то обстоятельство, что гусиный лук луговой в Литве не является сегетальным растением, как это следует из фитоценотического его диагноза для Средней Европы (Rothmaler, 1981). В Литве он приурочен исключительно к луговым фитоценозам, хотя и не вполне замкнутым.

Brassica elongata Ehrh. Меридионально-субмеридиональный субконтинентальный вид, распространенный на юго-востоке Европы и в Западной Азии. В последнее время расселяется и в другие части Европы (Rothmaler, 1981). В Литве было известно два местонахождения (Биржай, Вильнюс) капусты хреновидной («Lietuvos TSR flora», 3, 1961), однако в течение последних двух десятилетий этот вид на территории Литвы не был отмечен. Мы его нашли в 1981 г. обильно растущим на ж. д. полотне у ж.-д. ст. Жасляй (Кайшядорский р-н) (А. Лякавичюс, 16 VI 1981).

Potentilla leucopolitana P. J. Muell. Субмеридионально-субокеанический вид, распространенный в Средней Европе. Произрастает по песчаным местообитаниям. В Литве лапчатка вейсенбургская была известна из двух местонахождений в юго-восточной части республики («Lietuvos TSR flora», 4, 1971). Мы нашли эту лапчатку в количестве нескольких экземпляров в сухом сосновом бору у лесной тропинки в окрестностях дер. Зярвинос, на территории заказника Улос (Варенаский р-н) (А. Лякавичюс, 25 VII 1980).

Lathyrus tuberosus L. Меридионально-субконтинентальный вид, распространенный в Европе и в Западной Азии, где чаще всего встречается как сорняк в посевах зерновых культур. В Литве чина клубневая, кроме упоминания старыми авторами (Jundziłł B., 1811; Jundziłł J., 1830) без указания местонахождений на теперешней территории Литовской ССР, была найдена ранее в двух пунктах (Каунас и Йонишкелис). В Гербарии Института ботаники АН Литовской ССР хранится еще один образец этого вида из г. Вильнюса, собранный Д. Смалюкасом в 1978 г. В 1981 г. чина клубневая была найдена у шоссейной дороги на территории ландшафтного заказника Аукштадварис (В. Рашомавичюс, 10 VII 1981).

Galium triflorum Michx. Бореально-субокеанический вид с циркумполярным распространением. В Литве подмаренник трехцветковый до последнего времени не был найден, но предполагалось, что он может здесь произрастать («Lietuvos TSR flora», 5, 1976). Мы его обнаружили довольно обильно произрастающим в широколиственно-еловом лесу в заказнике Аукштадварис, вблизи дер. Стрева (А. Лякавичюс, 23 VII 1981). Последнее местонахождение является самой юго-западной точкой распространения этого вида на территории европейской части СССР.

Cuscuta campestris Yunck. Субтропический вид, занесенный из Америки. В Литве данный вид повилики обнаружен вторично. Найден паразитирующим на стеблях калистефуса китайского *Callistephus chinensis* Nees в окрестностях г. Вильнюса (к северу от Науя Вильня) (А. Браселите, 12 X 1981). В пределах СССР считается карантинным сорняком.

Orobanche pallidiflora Wimm. et Grab. Субмеридиональный субокеанический вид, распространенный в Европе и Западной Сибири. В Литве заразиха бледноцветковая впервые была собрана несколько лет назад на северо-востоке республики («Lietuvos TSR flora», 5, 1976). Мы ее нашли паразитирующей на *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. в Пренайском р-не, недалеко от районного центра, где она росла в ущелье небольшого ручейка в Пренайском бору (А. Лякавичюс, 10 VII 1980).

ЛИТЕРАТУРА

Лякавичюс А. А. (1982). Новые и редкие виды растений Литвы. Бот. ж., 67, 2. — Лякавичюс А. А., Буткус В. Ф., Яскконис Ю. А. (1977). Новые и редкие виды растений Литвы. Бот. ж., 62, 6. — Список растений Гербария флоры СССР. (1955). 13. М.; Л., Изд. АН СССР. — Флора СССР. (1935, 1939, 1941, 1958). 4, 8, 10, 23. М.; Л., Изд. АН СССР. — Jundziłł B. S. (1811). Opisanie roślin litewskich, według układu Linneusza. Wilno. — Jundziłł J (1830). Opisanie roślin w Litwe, na Wołyniu, Podolu i Ukraine dziko rosnacych, iako i oswoionych. Wilno. — Lietuvos TSR flora. (1961, 1963, 1971, 1976, 1980). 3, 4, 5, 6. Vilnius. — Rothmaler W. (1981). Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Berlin. — Snarskis P. (1954). Vadovas Lietuvos TSR augalams pažinti. Vilnius.

Институт ботаники АН ЛитССР,
Вильнюс.

Получено 1 IV 1982.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.2

«Vegetatio», 1980, v. 43, N 1—2. 151 pp. Special volume «Succession», Ed. by E. van der Maarel. (**Специальный выпуск журнала «Vegetatio»,** посвященный сукцессиям. 1980. Под редакцией Э. Ван-дер-Маареля)

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*)

Динамичность растительного покрова как его коренное свойство всегда привлекала внимание экологов и фитоценологов, однако в последние годы центр тяжести динамического аспекта явно изменился. Если в первую половину нашего столетия (даже еще в 50—60-е годы) в центре внимания стояли автогенные сукцессии «классического» варианта, описанные Клементсом, то сегодня фитоценолога в большей мере интересуют вторичные смены, связанные с восстановлением растительности после нарушения или с самим нарушением. Такие смены не подчиняются классической модели Клементса с автогенной заменой одной группы видов другой, тем более что сам взгляд на растительность как на некий аналог организма сменился более соответствующими природе представлениями о непрерывности растительности и индивидуалистичности стратегии выживания каждого вида.

Резенцируемый выпуск журнала «Vegetatio» содержит 16 статей, излагающих содержание докладов о динамике растительности, зачитанных на международном симпозиуме «Достижения науки о растительности», который был проведен в г. Наймегене (Нидерланды) в мае 1979 г. Рабочей группой по обработке данных при Международном обществе науки о растительности. Статьи, касающиеся вопросов ординации и классификации растительности, обсуждались в предыдущем выпуске журнала «Vegetatio» и были предметом специальной рецензии.[1]

В рецензируемом выпуске приняли участие 23 ученых из 9 стран: Франции (6 исследователей — M. Debussche, J. Escarré, C. Houssard, J. Lepart, F. Romane, L. Trabaud), Швеции (5 — G. Agren, T. Fagerström, S. Persson, G. Regnéll, H. Sjörs), Австралии (3 — M. Austin, I. Noblê, R. Slatyer), США (3 — N. Christensen, D. Glenn-Lewin, R. Peet), Нидерландов (2 — E. van der Maarel, F. van der Meulen) и по 1 из Канады (R. van Hulst), Польши (J. Faliński), ФРГ (G. Spatz) и Южной Африки (B. Campbell). Сразу же следует отметить как интересную тенденцию перенос центра тяжести исследований по динамике растительности из Северной Америки, где динамический аспект ранее доминировал в фитоценологии, в Западную Европу.

Журнал открывается кратким вступлением его редактора E. van der Maarel, который рассматривает публикуемые статьи как вклад в «теоретическую экологию растительности» и в «описательный и экспериментальный анализ растительности».

Краткий обзор статей данного выпуска предварим замечаниями о его общей теоретико-методической платформе, которая делает опубликованные статьи не конгломератом разных точек зрения, а объединением публикаций единомышленников, стоящих на общих теоретических позициях. Во-первых, это популяционный подход к сукцессии, стремление рассмотреть изменение растительности не «валом», а разложить его на составляющие процессы с показом разно-

[1] См. рецензию Г. С. Розенберга в «Ботаническом журнале» (1983, т. 68, № 4, с. 557).

качественности поведения отдельных популяций. Во-вторых, акцент на стохастический характер взаимодействия популяций и условий среды, что позволяет в ряде случаев использовать для описания динамики сообществ аппарат теории вероятности и случайных процессов. В-третьих, повышенный интерес к проблеме видового разнообразия в связи со вторичными сукцессиями сообщества, что продиктовано в первую очередь решением природоохранных задач. В-четвертых, это вывод о множественности моделей сукцессий и несводимости процессов, протекающих в различных условиях и разных сообществах, в какую-то единую схему. Наконец, в-пятых, усложнение методического (в первую очередь математического) аппарата, использование ЭВМ и многомерных ординационных подходов, подобных методу главных компонент, методу обратного усреднения, комплексной ординационной программе «ORDINA» (разработанной Рабочей группой), использованию компьютерного варианта метода фитоценологических таблиц «TABORD» и др.

Первая статья Sjörs «Упорядочение смен вдоль градиентов с примерами сукцессий бореальных болот» (с. 1—4) показывает многомерность изменений растительности и дает «ординационную» схему типов смен, упорядоченных вдоль целого ряда градиентов. Автор предлагает различать флуктуации, циклические смены и тренды (т. е. векторизованые смены), непостоянные и постоянные (persistent), обратимые и необратимые, прогрессивные и регрессивные, первичные и вторичные, конвергентные и дивергентные смены. Каждая конкретная смена имеет свои координаты в этом многомерном пространстве, т. е. одновременно включает элементы разных типов смен, которые можно называть элементарными составляющими сложной смены (Миркин, Розенберг, 1978). Антропогенные смены могут быть сходны с природными и ординироваться в том же многомерном пространстве. Основным их свойством, по мнению автора, является преднамеренный (intentional) характер, который не освобождает от многих непредвиденных и неожиданных последствий. На примере бореальных болот автор показывает сложность определения типа смен, которые протекают медленно и во многих случаях безотносительно к климаксу. Процессы эти столь сложны, что во многих случаях настоящее не отражает прошлого.

В статье Noble, Slatyer «Использование показателей жизненности для прогноза сукцессионных изменений в растительных сообществах, подвергаемых периодическим нарушениям» (с. 5—21) также содержится критика упрощенных представлений о сукцессиях. Авторы выделяют 30 теоретически возможных типов стратегии видов, сочетающих различные способы адаптации, хотя конкретный анализ реакции на нарушение склерофильных влажных лесов Австралии и смешанных лесов США позволил отыскать в природе лишь 15 из установленных типов. В основе работы лежит анализ популяций, которые классифицируются на находящиеся в стадии зачатков, ювенильные, зрелые и исчезающие. Огорчает, что авторы не знакомы с советскими исследованиями, выполненными в русле анализа популяционных спектров.

В высшей степени интересной следует признать статью Faliński «Динамика растительности и половая структура популяций пионерных двудомных древесных растений» (с. 23—38). Изучив половую структуру популяций нескольких видов двудомных деревьев (*Juniperus communis*, *Populus tremula*, *Salix aurita*, *S. caprea*, *S. pentandra*), участвующих в ходе восстановительной вторичной сукцессии от сегетального сообщества Tiesdaleo—Arnoseridetum до леса Peucedano—Pinetum typicum, автор делает вывод, что эти виды ведут себя поразному: у можжевельника, осины и ивы пятитычинковой на ранних стадиях превалируют мужские особи, но по мере увеличения возраста популяции и приближения сообщества к терминальным стадиям через равновесие полов структура смещается к превалированию женских особей. У остальных видов ив и их гибридов сохраняется устойчивое превалирование женских особей, однако доля мужских при этом все же выше на ранних сукцессионных стадиях. Бóльшая экологическая пластичность мужских особей по сравнению с женскими дает им преимущества на ранних стадиях сукцессии, где необходимо закрепление популяции.

Краткое сообщение Spatz «Закономерности сукцессий на горных пастбищах» (с. 39—41) содержит описание результатов изучения восстановительных сук-

цессий в Австрийских Альпах в интервале высот от 1700 до 1500 м над ур. м. Использовав методы прямого градиентного анализа Р. Уиттекера, автор показал зависимость сукцессии от обеспеченности почв элементами минерального питания.

В целой серии статей обсуждаются закономерности изменения видового разнообразия в связи с сукцессиями. Campbell и van der Meulen в статье «Закономерности видового разнообразия в растительности финбоса, Южная Африка» (с. 43—47) дают сравнительный анализ изменения альфа- и бета-разнообразия в ходе пирогенной восстановительной сукцессии в двух вариантах финбоса — низко- и высокоширотном, отличающихся благоприятностью условий и соответственно высотой и сомкнутостью древесных доминантов. В обоих случаях альфа-разнообразие (видовая насыщенность) в зрелом финбосе было ниже, чем в восстанавливающемся после пожара. В то же время бета-разнообразие (разнообразие сообществ) в меньшей степени зависит от сукцессионных стадий и выше в более благоприятных условиях нижних широт. Trabaud, Lepart в статье «Разнообразие и стабильность экосистемы гарриги» (с. 49—57) показали высокий уровень адаптации сообществ гарриги к пожарам: максимального видового разнообразия сообщества достигали уже ко второму году восстановительной сукцессии, причем в составе такого сообщества было 75% видов от состава полностью восстановленной гарриги. Houssard, Escarré, Romane («Развитие видового разнообразия в некоторых средиземноморских растительных сообществах», с. 58—72) описывают восстановление Quercetum pubescentis на залежи, а Debussche, Escarré и Lepart («Смена сообществ средиземноморских кустарников с *Cytisus purgans* и *Genista scorpius*», с. 73—82) обсуждают еще один вариант пирогенной восстановительной сукцессии.

Fagerström и Agren в статье «Фенологические различия растений: результат адаптации к стохастическим условиям среды?» (с. 83—86) подчеркнули большую роль дифференциации сроков цветения (и у ветроопыляемых, и у насекомоопыляемых, и у орнитофилов) в снижении конкуренции и поддержании устойчивости сообитаний растений.

В статье Austin «Углубленный анализ динамики злаковников: пример сукцессии газона» (с. 87—94) приведен результат изучения изменения состава газона в течение 10 лет по учетам на постоянных площадках, который позволил сделать вывод о том, что основными факторами изменений являлись старение растений и действие на них патогенов. Для анализа автор использовал классификационную делительную процедуру, основанную на вычислении информационного показателя сходства.

Van der Maarel («Развитие растительности в заброшенных садах при различном использовании: предварительное сообщение», с. 95—102), применив программу «TABORD» и метод главных компонент, выполнил классификацию описаний различных сукцессионных состояний 20 сообществ в течение 9 лет. При этом была показана важная роль фактора увлажнения и режима использования в развитии сообществ: сенокошение способствовало иссушению почв и вело к конвергенции сообществ более влажных и более сухих местообитаний

В работе Persson «Сукцессии в южных шведских листопадных лесах: количественный подход» (с. 103—122) также описан опыт использования программы «TABORD». В результате этих сложных и информативных приемов обработки данных выявлены совпадение основных фитоценотических и сукцессионных градиентов и наличие процесса конвергенции, в результате которого убывает бета-разнообразие.

Regnéll в статье «Количественное изучение сукцессий заброшенных мокрых лугов на известняках» (с. 123—130) также обсуждает проблему альфа-разнообразия: кочкарный луг в условиях пастбищного использования имел в 3 раза богаче видовой состав, чем при заповедании. Метод главных компонент показал, что первой осью вариации растительности является мозаичность, вызываемая дифференциацией сообщества на кочки и межкочья, а второй — интенсивность выпаса.

Peet и Christensen («Сукцессия: популяционный процесс», с. 131—140) считают возможным редукцию сукцессии до суммы популяционных процессов и иллюстрируют это восстановлением сосновых лесов в Северной Каролине.

Все доминанты после появления массовых всходов экспоненциально уменьшали свою численность с возрастом, вплоть до равновесного состояния между рождаемостью и смертностью. Процессы носили стохастический характер, и для их описания были использованы марковские цепи.

Glenn-Lewin в статье «Индивидуалистическая природа развития растительных сообществ» (с. 141—146) показывает несоответствие модели сукцесии, по Клементсу, большинству из наблюдаемых в природе смен. Ведущую роль при определении хода сукцессии могут играть банки семян; сообщество может переходить в устойчивое состояние, минуя переходные стадии, возможна коллективная инвазия с окружающих пространств целого «комплекта» видов, достаточного для сообщества, и т. д.

Завершающая выпуск статья van Hulst «Динамика растительности или динамика экосистем: обоснованность динамики в теории сукцессий» (с. 147—151) содержит аргументированные возражения сторонникам сведе́ния всех типов сукцессий к марковским цепям, которые не могут быть приняты в качестве всеобщей модели сукцессии.

Заканчивая рецензию и отмечая высокий научный уровень опубликованных в выпуске статей, остается лишь заметить, что все они носили односторонний характер и рассматривали только вторичные сукцессии, что следовало бы оговорить в предисловии к выпуску. Критикуемая модель Клементса не утратила своей роли при объяснении первичных сукцессий.

ЛИТЕРАТУРА

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. М., Наука.

Б. М. Миркин.

Институт биологии Башкирского филиала АН СССР, Уфа.

Получено 14 I 1982.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (571.51)

Флора Красноярского края. Выпуск 10. Asteraceae (Compositae). Ред. А. В. Положий. — Томск: Томск. гос. унив., 1980. 125 с. Т. 500. Ц. 1 р. 60 к.

A. V. KUMINOVA. (*A REVIEW*). FLORA OF THE KRASNOJARSK DISTRICT. 1980

В 1980 г. завершилась большая многолетняя работа по составлению «Флоры Красноярского края», выполненная в Гербарии им. П. Н. Крылова сотрудниками Томского государственного университета с привлечением ботаников из других учреждений. Завершающий, 10-й выпуск «Флоры» авторы посвящают памяти Виктора Владимировича Ревердатто, инициатора этого труда, его первого редактора и соавтора, затратившего много лет на изучение приенисейской флоры.

Выполнение этой большой работы имеет довольно длительную историю. Первоначально было задумано издание «Конспекта Приенисейской флоры», первый выпуск которого, составленный В. В. Ревердатто и Л. П. Сергиевской, вышел в свет в 1937 г., вскоре после смерти выдающегося ботаника, исследователя флоры Сибири П. Н. Крылова и посвящался его памяти.

Приступая к первому этапу работы над намеченным многотомным изданием, его инициатор В. В. Ревердатто связывал это издание с насущными задачами народного хозяйства. В «Предисловии» к первому выпуску он писал: «Строительство социализма в нашей стране вызвало к жизни новые края, области и города и поставило перед ними новые задачи в области развития народного

хозяйства. . . Молодой Красноярский край, образованный только в 1935 году, имеет в перспективе своего развития, наряду с крупнейшими промышленными проблемами, ряд проблем в области сельского хозяйства края. . . К числу таких проблем относятся развитие животноводства, продвижение земледелия на север и в тайгу, освоение севера и тайги в широком смысле, освоение засушливых районов южноенисейских степей и т. д. Немалую помощь в разрешении этих проблем должно оказать знание флоры и растительности края и популяризация этих знаний в широких массах населения» (Ревердатто, Сергиевская, 1937, с. 7).

К началу работы над первым выпуском «Конспекта» в Гербарии Томского университета был создан особый отдел «Гербарий Енисейской флоры», коллекции которого, подлежащие обработке, насчитывали 30 000 листов, а число коллекционеров, составивших своими сборами этот гербарий, превышало 100 человек.

В. В. Ревердатто не только инициатор этого труда, редактор и автор ряда выпусков, но и один из первых коллекторов, совершивший свою первую экспедиционную поездку в низовья Енисея в 1912 г. (Ревердатто, 1914). Очень много усилий приложил он к изучению флоры и растительности южной части Красноярского края, особенно Хакасской автономной области, куда на протяжении ряда лет выезжал с сотрудниками и студентами созданной им кафедры геоботаники. Большие гербарные сборы поступали в период реконструкции сельского хозяйства Сибири от многочисленных экспедиций, организованных Госземтрестом для научного обоснования землеустройства создаваемых колхозов и совхозов и землеводоустройства отдаленных малообжитых районов, а также от экспедиций, организуемых Биологическим институтом при Томском университете. Всеми этими работами руководил Ревердатто.

Экспедиции охватывали не только всю южную, значительно обжитую часть Красноярского края, но и громадные пространства к северу от Ангары — бассейны рек Пясины и Дудинки, Курейки и Подкаменной Тунгуски, Эвенкийское плато и много других районов. При составлении «Флоры» также учтены гербарные сборы А. И. Толмачева, Ф. В. Самбука и А. Н. Виноградовой с крайнего севера Красноярского края. Среди коллекторов гербария Енисейской флоры можно встретить имена П. Н. Крылова, Е. И. Штейнберг, Л. Ф. Ревердатто, Л. В. Шумиловой, М. В. Куминовой, В. П. Голубинцевой, В. В. Тарчевского, Н. М. Мартьянова, Б. К. Шишкина и др.

Между первым и последующими выпусками «Конспекта. . .» произошел перерыв. Объяснялся он главным образом тем, что автор второго выпуска, посвященного наиболее трудному семейству — злакам, Ревердатто на протяжении многих лет жил в Новосибирске, являясь организатором и директором Медико-биологического института Западно-Сибирского филиала Академии наук СССР, и только краткими наездами мог бывать в Томске и работать с коллекциями гербария Енисейской флоры. В 50-х годах работа над этим изданием, которое стало называться «Флора Красноярского края», возобновилась, и параллельно активизировался сбор дополнительного коллекционного материала. Ботаниками Томского университета были организованы новые экспедиции, формировались гербарии в Биологическом институте Западно-Сибирского филиала АН СССР в Новосибирске, в Красноярском педагогическом институте. Коллекции этих гербариев были легко доступны составителям «Флоры».

Строго планировать очередность выпусков и сроки их издания было трудно в связи с занятостью составителей педагогической и научной работой. Можно считать, что эта большая коллективная работа в известной степени проводилась на общественных началах. Однако авторы увлеченно занимались любимым делом, каждый специализировался на определенных группах растений, широко привлекались к работе не только молодые специалисты — сотрудники кафедры ботаники, но и наиболее талантливые студенты старших курсов. Нужно сказать, что стиль хорошего товарищества, дружбы и взаимного уважения между учеными с большим опытом, уже завоевавшими себе широкую известность, и молодыми людьми — студентами, установился в Гербарии Томского университета еще со времен П. Н. Крылова, когда он организовал вокруг себя группу «маленьких ботаников», в которой студенты разных специальностей

обрели свое истинное призвание и многие из них стали впоследствии крупнейшими ботаниками. Таковы бывшие студенты-медики Б. К. Шишкин, Л. А. Уткин, студент-химик В. В. Ревердатто, слушательницы Высших женских курсов Т. Г. Попова и Л. П. Сергиевская.

Л. П. Сергиевская, закончившая после смерти П. Н. Крылова капитальное издание «Флора Западной Сибири», а затем работавшая над «Флорой Забайкалья», всегда охотно приходила на помощь составителям «Флоры Красноярского края», особенно в наиболее сложных ситуациях при критической обработке отдельных видов.

Под руководством Ревердатто и Сергиевской началась и творческая научная жизнь молодого специалиста, а в настоящее время известного ботаника доктора биологических наук, профессора А. В. Положий, заведующей кафедрой ботаники Томского университета и одновременно являющейся Ученым хранителем Гербария имени П. Н. Крылова, а также одним из основных авторов и составителем «Флоры Красноярского края». Ею обработаны такие крупные семейства, как бобовые и розоцветные, а также много других семейств и родов, описаны новые виды, личными сборами значительно пополнены коллекции Гербария.

Большое участие в составлении «Флоры» приняли сотрудники Гербария — С. В. Гудошников, Н. Ф. Вылцан и ботаники из других учреждений — К. А. Соболевская, Н. К. Быченникова, М. Ф. Елизарьева и др., а также молодые томские ботаники; среди последних особо хочется отметить В. П. Амельченко, осуществившую весьма детальную обработку рода полыни.

Всего в обработке материала и написании «Флоры Красноярского края» приняли участие 15 ботаников, а основную координирующую роль выполняла Положий. «Флора Красноярского края» составлена по системе Энглера. Выделяются виды и разновидности, менее известным даются подробные диагнозы, наиболее полно характеризуются новые виды и разновидности; приводятся синонимика, основные литературные источники, ключи для определения родов и видов. Отмечаются характерные местообитания и распространение в пределах Красноярского края по выделенным 23 флористическим районам. Всего во «Флоре Красноярского края» указано 2036 видов сосудистых растений, из которых многие имеют хозяйственное значение.

«Флора Красноярского края» — это крупная монография о сосудистых растениях, произрастающих на громадной территории Средней Сибири, простирающейся с севера на юг от полуострова Таймыр до высокогорий Саян. Она необходима для научного планирования использования растительных богатств Красноярского края, для рационального расходования природных ресурсов, охраны редких и исчезающих видов и может быть рекомендована в качестве учебного пособия в университетах, медицинских и сельскохозяйственных институтах, очень полезна для краеведов и специалистов природоведческого профиля.

Широкому распространению этого ценного издания препятствуют его малый тираж (500 экземпляров), не удовлетворяющий всех желающих приобрести книгу, а также большая растянутость во времени выхода в свет отдельных выпусков, многие из которых уже стали библиографической редкостью, поэтому уже сейчас следует говорить о целесообразности второго издания.

При переиздании монографии необходима переработка первого выпуска в общем плане всей «Флоры», тщательная корректировка в соответствии с новыми материалами и более широкое использование коллекций растений из других учреждений, собранных с территории Красноярского края. Надо надеяться, что слаженный коллектив томских ботаников справится с этой большой работой.

Второе издание — дело будущего. А сейчас хочется поздравить весь коллектив авторов и в первую очередь А. В. Положий с успешным завершением «Флоры Красноярского края» и ее последним 10 выпуском и выразить благодарность его составителям, которые, несмотря на все трудности, довели до конца работу, начатую в 30-е годы В. В. Ревердатто.

ЛИТЕРАТУРА

Ревердатто В. В. (1914). Наблюдения, произведенные в низовьях р. Енисея в 1912 г., и список растений, собранных там же. Томск. — Ревердатто В. В., Сергиевская Л. П. (1937). Конспект Приенисейской флоры, вып. 1. *Polypodiaceae—Hydrocharitaceae*. Томск, Изд. Биол. инст. при Томск. гос. унив.

А. В. Куминова.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 25 III 1982.

УДК 019.941 : 002.01 : 577.95 : 582.6.9.

Е. А. Кондратьева-Мельвиль. Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения. — Л.: Изд. ЛГУ, 1979. 116 с. Ц. 1 р. 40 к.

I. K. KIRSHIN, E. J. ILJINA, T. S. CHIBRIK. *E. A. KONDRATIEVA-MELVILLE* DEVELOPMENT OF STRUCTURE IN THE ONTOGENESIS OF ANNUAL DICOTYLEDONOUS PLANT. 1979

Познание закономерностей формообразования растений в ходе онтогенеза остается одной из актуальных задач ботанической науки. Среди публикаций последнего времени, посвященных этим вопросам, заметное место занимает монография Е. А. Кондратьевой-Мельвиль. В книге излагаются результаты изучения онтогенетического развития внешней и внутренней структуры у 18 видов разных семейств двудольных растений. Выполненное исследование отличается полнотой, оригинальностью и целостностью: структура растительного организма показана автором как сложный динамический, строго скоординированный процесс, развертывающийся в пространстве и времени; в этом процессе выделены жизненно важные корреляции и проанализированы их причинно-следственные связи.

Книга состоит из «Введения», 4 глав и указателя литературы (253 наименования).

Во «Введении» отмечается значение изучения внешней и внутренней структуры растений в ходе онтогенеза, обосновывается выбор вопросов и объектов исследования.

В первой главе детально излагается методика морфологических и анатомических наблюдений, свидетельствующая о высоком научно-методическом уровне проведенных исследований.

Во второй главе приводится детальное описание развития внешней и внутренней структуры четырех видов растений (*Nigella damascena* L., *Brassica juncea* (L.) Czern., *Calendula officinalis* L., *Impatiens parviflora* DC.), различающихся таксономическим положением, структурными и биологическими признаками. На фоне специфических особенностей каждого вида показаны общие закономерности формирования структуры однолетних двудольных растений.

В третьей главе на основе обобщения результатов изучения 18 видов однолетних растений описываются основные закономерности формирования структуры растения и характеризуются структурные особенности разных возрастных периодов онтогенеза. При этом глубоко анализируются взаимосвязь органов растения и корреляции между морфологическими и анатомическими признаками. Большое внимание уделено динамике анатомической структуры. Автор дает полную картину развития тканей и их комплексов: верхушечной и боковых меристем, проводящей системы, коры, эндодермы, перицикла, сердцевины; устанавливает соотношение между новообразованием и отмиранием тканей на разных этапах онтогенеза. На основании широкого привлечения литературных данных анализируется взаимосвязь структурных, физиологических и биохимических процессов.

В «Заключении» обсуждаются разнообразие коррелятивных связей растительного организма и закономерности их изменения в ходе онтогенеза, характеризуются корреляции, специфические для каждого возрастного периода. Выделяются общие закономерности развития структуры и ее особенности у растений разной биологической организации.

Монография иллюстрирована прекрасно выполненными оригинальными схемами, рисунками, микрофотографиями, наглядно отражающими установленные закономерности.

В общем ряду работ по морфогенезу растений эта монография выгодно выделяется тем, что ее обобщения базируются на обширном очень детальном и достоверном материале, полученном автором в результате многолетних тщательных исследований, для которых характерно одновременное разностороннее изучение растительного организма как динамичной целостной системы.

Книга представляет большой интерес как для ботаников-морфологов, так и для специалистов других профилей, работающих в области изучения онтогенеза. Она может быть также использована в качестве учебного пособия для студентов и аспирантов, специализирующихся по анатомии, морфологии и физиологии растений.

К сожалению, монография, изданная небольшим тиражом (580 экземпляров), уже через год после выхода в свет стала библиографической редкостью, явно не удовлетворив потребностей заинтересованных в ней специалистов. В связи с этим ощущается настоятельная необходимость в ее переиздании.

И. К. Киршин, Е. Я. Ильина, Т. С. Чибрик.

Уральский государственный университет,
Свердловск.

Получено 15 VI 1982.

УДК 019.941 : 002.01 : 632.51 (571.61/.64)

Т. Г. Буч, Н. Н. Качура, В. Д. Швыдкая, Е. Р. Андреева. Сорные растения Приморского края и меры борьбы с ними. — Владивосток: Дальневост. кн. изд., 1981. 248 с. с 111 цветн. табл. рис. Т. 5000. Ц. 1 р. 10 к.

I. T. VASSILCHENKO. *T. G. BUCH, N. N. KACHURA, V. D. SHVYDKAYA, E. R. ANDREEVA.* THE WEEDS OF THE PRIMORSK DISTRICT AND MEASURES OF WEED CONTROL, 1981

Приморский край является одним из важнейших земледельческих районов советского Дальнего Востока; он перспективен и в отношении сельскохозяйственного освоения новых территорий. При этом очень важно предупредить распространение сорных растений в полях, а там, где эти растения появились, своевременно их уничтожить, а для этого нужно эти растения знать и умело дифференцировать мероприятия по борьбе с ними. Рецензируемое руководство, написанное коллективом авторов, отвечает этим задачам. В нем охарактеризованы 111 видов наиболее важных сорных растений Приморья. По каждому виду дана цветная таблица, изображающая целое растение и детали строения цветка, плода-семени, знание которых необходимо для определения растений. В отдельной главе изложены основные меры борьбы с сорными растениями. Книга нужна многим специалистам, и, видимо, вскоре потребуется новое ее издание, что позволит сделать в ней и некоторые улучшения.

Первое, на что хотелось бы обратить внимание: не следует приводить меры борьбы при описании каждого вида, а лучше было бы дать их применительно к биологическим группам видов. Книгу лучше назвать (соответственно несколько изменив ее содержание) «Сорные растения Приморского края и биологические основы борьбы с ними». Оперативные мероприятия по очистке полей от сорняков обычно проводятся по соответствующим инструкциям, составленным специалистами сельского хозяйства применительно к местным условиям тех или

иных районов с учетом принятых севооборотов, состава культур, типов сельскохозяйственных машин и т. д. В этих инструкциях (или агротехнических указаниях) должны быть даны рекомендации не общего характера (в рецензируемой книге, например: «тщательная очистка посевного материала» или «своевременная междурядная обработка», «глубокая вспашка» и т. п.), а конкретные сроки обработки почвы, типы сельхозмашин и зерноочистительных аппаратов и т. д. Авторы книги слишком большое значение придают химическим мерам борьбы; между тем применение гербицидов является вспомогательным средством, а агротехнические и биологические меры борьбы с сорняками — основные.

В рецензируемой книге, видимо, необходим и ключ для определения видов по хорошо выявляемым признакам и в разных фазах развития растений.

Заканчивая рецензию, еще раз отмечаем: книга является хорошим руководством при организации мероприятий по очистке полей Приморья от сорняков, а это важно для повышения урожайности сельскохозяйственных культур края.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 IX 1982.

УДК 019.002.01 : 581.9 (47+57)

В. В. Петров. Растительный мир нашей Родины. Пособие для учителей начальных классов. — М.: Просвещение, 1981. 191 с. Ц. 1 р. 10 к. Т. 200 000.

E. P. MATVEYEVA. *V. V. PETROV*. THE PLANT WORLD OF OUR NATIVE LAND. 1981

Задача, поставленная автором — охарактеризовать растительность такой огромной по площади и необычайно разнообразной страны, как СССР, поистине грандиозна, если иметь ввиду сравнительно небольшой объем издания (около 13 печ. л.). Несмотря на трудности подготовки такого пособия, автор блестяще справился с задачей, подобрал и наглядно разместил множество хороших черно-белых и цветных рисунков как отдельных видов растений, так и ландшафтов.

Многим читателям известны научно-популярные книги В. В. Петрова, посвященные растениям и растительности Средне-Русской равнины и субтропиков. Во многом они послужили основой и для рецензируемой книги.

Книга состоит из «Введения» и 9 глав, в которых описаны растительный мир тундры, тайги, хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, степей и лесостепей, пустынь, лугов и болот, водоемов, а также охрана растительного мира. По всем разделам даны краткая, но содержательная характеристика физико-географических условий и описание растительности в подзональном разрезе. Книга написана увлекательно, адресована учителям и школьникам, но несомненно будет полезна всем интересующимся живой природой.

Высоко оценивая книгу в целом и понимая, что «нельзя объять необъятное» в таком небольшом по объему пособии, можно сделать несколько частных замечаний, которые пригодятся автору при переиздании книги.

Рассматривая лиственничные леса, образованные тремя видами лиственницы (с. 31, 37—39), автор дает их обобщенную характеристику, не оттенив особенностей, а эти виды и по габитусу, и по роли в формировании ландшафтов заметно различаются.

В. В. Петров (с. 85) отмечает, что лесостепь и степь тянутся непрерывной полосой от Молдавии на западе до р. Обь на востоке. Но крупные массивы островных степей распространены значительно восточнее, например Иркутская лесостепь, степи Канской и Минусинской котловин и Забайкалья, что стоило бы отметить.

В книге дана неоправданно обобщенная отрицательная оценка кормовых качеств растений группы разнотравья (с. 133). Среди них действительно много грубых, плохо поедаемых, даже ядовитых растений. Однако немало видов разнотравья содержат много белка, витаминов, микроэлементов и поедаются животными не хуже бобовых. Также слишком обобщенно (с. 35) дана отрицательная кормовая оценка осокам, а среди них немало ценных в этом отношении видов, например мелкие пустынные и степные осоки, а из луговых — осока водная и др.

Неверно, что на суходольных лугах почти нет бобовых (с. 136); в действительности на них постоянно встречаются клевера — ползучий, гибридный, красный, лядвенец рогатый, чина луговая, горошек мышиный и др.

Неудачно использовано название «подводные луга» (с. 153) для растительности на дне водоема. Если растения постоянно находятся под водой, то называть образованные ими сообщества лугами нельзя, это водная растительность. Не случайно автор и рассматривает этот тип в главе о растительности водоемов, а не лугов.

Растительность гор в основном охарактеризована по Кавказу. Хотя в общем это правильно, так как эти горы многим лучше знакомы и растительность высотных поясов на них более четко разграничена, но думается, если и не давать полной характеристики горных поясов, то хотя бы их особенности следовало показать и для некоторых горных систем Средней Азии, Урала, Алтая, Саян, занимающих огромные пространства нашей страны.

Автор упоминает, что растительность гольцов напоминает тундру, но стоило бы добавить, что тундровые или тундроподобные сообщества встречаются в горах Сибири не только на гольцах, т. е. расчлененных обнажениях горных пород, а и на плоскостях высокогорий.

Книга В. В. Петрова будет хорошо принята учителями средней школы как запоминающееся пособие, помогающее при характеристике сложных и многообразных растительных объектов нашей страны.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 XI 1981.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 : (582.34+582.29)

СОВЕЩАНИЕ «БРИО-ЛИХЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЫСОКОГОРНЫХ РАЙОНОВ И СЕВЕРА СССР» (КИРОВСК, 23—27 VI 1981)

I. M. ANTONOVA, N. A. KONSTANTINOVA. A CONFERENCE «BRYO-LICHENOLOGICAL STUDIES IN THE HIGH MOUNTAIN REGIONS AND THE NORTH OF THE USSR» (KIROVSK, VI 23—27, 1981)

В июне 1981 г. в г. Кировске состоялось Всесоюзное рабочее совещание «Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР», организованное группой бриологов и лихенологов Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского филиала АН СССР. Это первое совещание советских бриологов и лихенологов. Бриологические и лихенологические исследования имеют много общих черт, и опыт данного совещания показал целесообразность проведения подобных совместных совещаний.

В совещании приняли участие 26 лихенологов и 25 бриологов, среди которых были представители научных учреждений союзных республик и областей РСФСР (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, Институт ботаники АН АрмССР, Институт ботаники АН ГССР, Институт ботаники АН АзССР, Институт ботаники АН ТаджССР, Институт ботаники АН ТССР, Институт биологии Коми филиала АН СССР, Львовское отделение Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР, Институт биологии Карельского филиала АН СССР, Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Бурятский филиал СО АН СССР, Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР, Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Таллинский ботанический сад АН ЭССР, Московский, Тартуский, Горьковский и Красноярский государственные университеты, Криворожский и Томский государственные педагогические институты).

Тезисы докладов совещания опубликованы в тематическом сборнике «Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР» (Апатиты, 1981 г.).

Открыл совещание председатель оргкомитета член-корр. АН ЭССР **Х. Х. Трасс**. В своем докладе «Проблемы и задачи изучения лихенофлоры Крайнего Севера» он подчеркнул необходимость планомерного и координированного изучения лихенофлоры Севера СССР, особенно мало изученных районов и составления «Флоры» лишайников Арктики СССР. Отметил как отрадное явление активизацию изучения ценологии лишайников и указал, что при этом нельзя упрощать трактовку принципов классификации лихеносинузий.

Р. Н. Шляков в докладе «Изученность мохообразных Крайнего Севера СССР и дальнейшие задачи их изучения» подвел итоги исследования мохообразных Арктики СССР; отметил, что бриофлора Севера изучена еще неравномерно и недостаточно. Осветил вопросы охраны мохообразных, указал на необходимость составления региональных списков редких видов. Большое внимание уделил вопросам систематического ранга ряда таксонов, отметил необходимость составления критического списка мохообразных.

Доклад **Л. В. Бардунова** «Основные черты горных бриофлор СССР» был посвящен особенностям горных бриофлор. Наиболее важные особенности — богатство и разнообразие видового состава и более равномерное, чем у других высших растений, распределение видов по профилям хребтов (большой процент видов сплошного распространения). Отметил, что основные различия между бриофлорами отдельных горных систем приходятся на бриофлоры невысокогорных частей.

В докладе **У. К. Маматкулова** «Эндемизм бриофлоры Средней Азии» обращено внимание на высокое проявление эндемизма в бриофлоре Средней Азии: 3 эндемичных рода и 52 энде-

мичных вида. Значительная часть эндемиков, по мнению докладчика, имеет плейстоценовый или плиоценовый возраст.

На заседании бриологической секции было заслушано и обсуждено 18 докладов. Бóльшая часть этих докладов касалась бриофлор или дополнений к бриофлорам отдельных северных или горных регионов (**И. И. Абрамов, Л. А. Волкова** «Обзор бриофлоры северотаежной Карелии», **Л. И. Абрамова, Д. А. Петелин** «Материалы к бриофлоре хребта Тукурингра», **Л. В. Бардунов, В. Я. Черданцева** «Мхи южного Сихотэ-Алиня», **Л. С. Благодатских** «К бриофлоре южной части Магаданской области», **А. Н. Васильев** «Листостебельные мхи Кузнецкого Алатау», **Л. А. Волкова** «Редкие виды мхов для бриофлоры Карелии», **Г. В. Железнова** «Анализ бриофлоры Среднего Тимана», **А. И. Максимов** «К бриофлоре болот заповедника „Кивач"», **Л. Я. Партыка** «Мохообразные Крымских яйл», **Н. В. Чиковани** «Высокогорная бриофлора Сванетии», **Н. В. Чиковани, К. Т. Тигишвили** «Высокогорная бриофлора Лагодехского заповедника», **Р. Н. Шляков, Н. А. Константинова** «Таксономическая структура флоры мохообразных Мурманской области»). В них подведены итоги бриологического изучения того или иного района, в части докладов были сделаны выводы по результатам таксономического, географического и экологического анализов.

Активное обсуждение вызвал доклад **Е. И. Высоцкой** «Особенности кариотипической структуры монтанных бриофлор». Отмечено, что значительное разнообразие естественных условий в горных районах СССР обусловливает не только более богатое видовое разнообразие флор, но и гораздо большее участие хромосомных рас в структуре гетероплоидных видов. Исследование хромосомного состава популяций видов горных стран, по мнению Высоцкой, поможет выявить центры автохтонного образования хромосомных рас, что необходимо для выяснения процессов видообразования и флорогенеза.

Н. В. Гаевая в докладе «Некоторые экологические признаки монтанных мохообразных в условиях УССР» отметила биологические и морфологические особенности, позволяющие монтанным видам переносить жесткие условия обитания. Монтанных видов немного, но они представляют интерес в том плане, что свидетельствуют о более обширных ареалах этих растений в прошлые геологические времена.

В докладе «Гляциальные реликты во флоре мхов Белоруссии» **Г. Ф. Рыковский** высказал предположение, что именно топяные, обильно увлажняемые ключевыми водами болота являются мало изменившимися убежищами для гипоарктическо-горных и гипоарктических видов на территории Белоруссии. Однако эти виды находятся в наибольшей опасности в связи с интенсивным антропогенным воздействием.

Роль мохообразных в растительном покрове различных регионов освещена в докладах **Л. И. Абрамовой, С. К. Гамбарян, Л. А. Косачевой.**

На лихенологической секции с докладами выступили 20 лихенологов. Большинство докладов было посвящено флорам лишайников различных районов нашей страны. Подобный эколого-географический анализ флор лишайников был дан в докладах **З. Джураевой** «Лихенофлора сухих субтропиков Туркменистана», **И. Л. Навроцкой** «Лишайники горных лесов Украины», **С. В. Кравчук** «Анализ лихенофлоры Ойского хребта Западного Саяна» **В. С. Новрузова** «Эколого-географические особенности лихенофлоры высокогорий Большого Кавказа», **Т. В. Макрый** «Географические особенности флоры лишайников Прибайкалья», **Т. Х. Пийн** «Напочвенные лишайники Таймыра». **Л. И. Бредкина**, говоря о флоре лишайников Центрального Тянь-Шаня, указала, что род *Aspicilia*, представленный 24 видами, является самым многочисленным. В докладе **И. Н. Кудратова** «Альпийский элемент в лихенофлоре горного Зеравшана» подробно рассмотрено распределение каждого вида этого рода между типами ареалов и группами распространения. О динамике зарастания лишайниками донных грунтов при снижении уровня воды высокогорного оз. Севан было сообщено в докладе **А. А. Абрамян** «К формированию лишайникового покрова обнаженных каменистых грунтов оз. Севан». В докладах **С. Э. Будаевой** «Лишайниковые группировки Баргузинского государственного заповедника» и **И. М. Антоновой** «Эпилитная лишайниковая растительность Хибин» приведены основные для рассматриваемых районов лихеносинузии, систематизированные в пределах классификационных единиц (унионов и социететов). Большой интерес вызвал доклад **Н. В. Седельниковой** «Роль лишайников в щебнистых тундрах нагорья Сангилен (Тува)». Анализ межвидовых связей и фитоценотических отношений между высшими растениями и лишайниками позволил докладчику сделать вывод о том, что щебнистые тундры нагорья следует рассматривать как пионерные группировки растений при заселении первичных местообитаний, ведущая роль в строении которых принадлежит синузиям лишайников. Об изменениях лишайниковой растительности под действием антропогенного фактора говорилось в докладах **В. В. Крючкова** «Деградация лишайников и мхов в зонах аэротехногенного

воздействия», **Н. А. Сыроида** «Состояние лишайникового покрова в окрестностях комбинатов «Североникель» и «Печенганикель»», **Н. В. Горбач** «Изменения в составе лихенофлоры Белоруссии и в состоянии лишайников под воздействием антропогенного фактора». Подробно обсуждались вопросы, затронутые в выступлениях А. В. Домбровской, Е. А. Вайнштейн, И. А. Шапиро, В. Г. Плакуновой, Л. Г. Бязрова и др.

В принятой участниками совещания резолюции говорится, что бриологи и лихенологи СССР проводят большую работу по изучению брио- и лихенофлор различных районов страны, в том числе северных и горных, и по практическому использованию мохообразных и лишайников. Несмотря на явно недостаточное число специалистов бриологов и лихенологов, за последние 20 лет достигнуты значительные успехи в области изучения региональных флор лишайников и мохообразных, а также систематики отдельных родов и семейств. Повысился интерес бриологов и лихенологов к изучению ценотических связей лишайников и мохообразных, а также к закономерностям распространения представителей этих групп растений.

Вместе с тем совещание отмечает, что работа советских бриологов и лихенологов недостаточно скоординирована.

В постановлении совещания говорится о необходимости активизации бриологических и лихенологических исследований, в особенности работ по составлению региональных флор и определителей, выявлению редких и исчезающих видов, а также в области кариосистематики мохообразных и хемосистематики лишайников. В целях координирования работы советских бриологов и лихенологов совещание считает целесообразным регулярное проведение бриолихенологических совещаний, а также организацию Всесоюзных школ-семинаров по проблеме эколого-ценотического изучения лишайников и мохообразных.

Советские бриологи и лихенологи единодушно высказались за необходимость издания всесоюзного журнала, посвященного изучению споровых растений. Участники совещания одобрили инициативу сотрудников Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского филиала АН СССР по организации и проведению первого совещания брио-лихенологов. Следующее подобное всесоюзное совещание предполагается провести в Душанбе.

И. М. Антонова Н. А. Константинова.

Полярно-альпийский ботанический сад
Кольского филиала АН СССР,
Кировск.

Получено 16 II 1982.

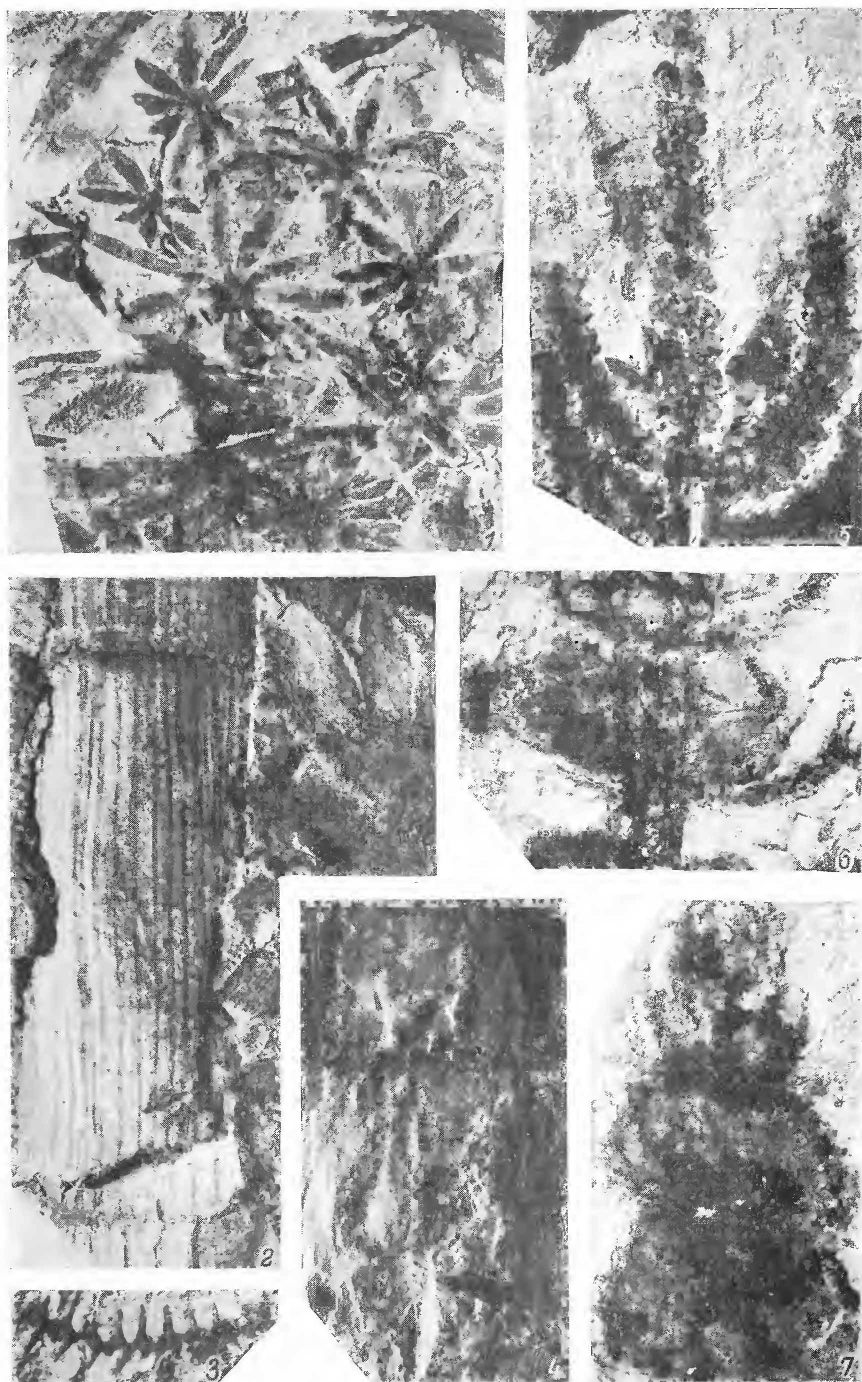


Рис. 2. Фертильный обег *Calamostachys* sp. (*5—7*; см. также рис. 1) и ассоциирующие облиственные побеги *Annularia asteriscus* (*1*), сердцевинные отливы (*2*, слева; *3*) и отпечатки поверхности стеблей (*2*, справа вверху; *4*):

1 — экз. № 493/727 (×3); *2* — экз. № 493/676а (×2); *3* — экз. № 493/696 (×3); *4* — экз. № 493/698 (×2); *5—7* — экз. № 493/717 (*5* — ×2; *6*, *7* — ×10). «Черемичкина»

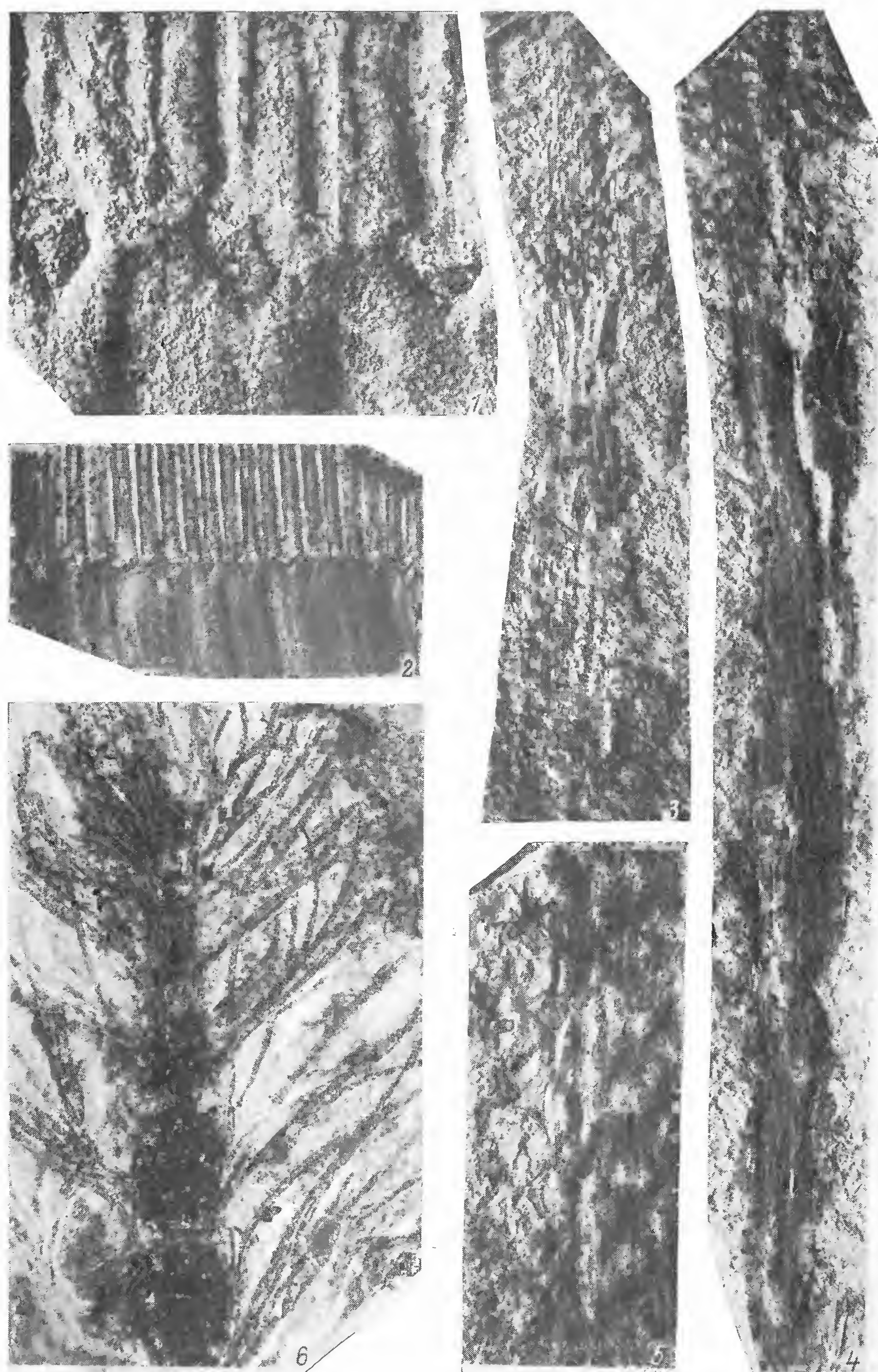


Рис. 4.

1, *2* — *Phyllotheca turnaensis*, узел с веточными рубцами, экз. № 2349/1589 (*1* — ×10; *2* — ×2), «Абашевский рудник»; *3—5* — *Equisetinostachys stenophylloides* (*3* — экз. № 3772/118, ×1; *4* — экз. № 3772/148, ×1; *5* — то же, ×3), «Кербо»; *6* — *Equisetinostachys* sp., экз. № 4559/49а (×2, сфотографировано в спирте), «Сарытайпан».

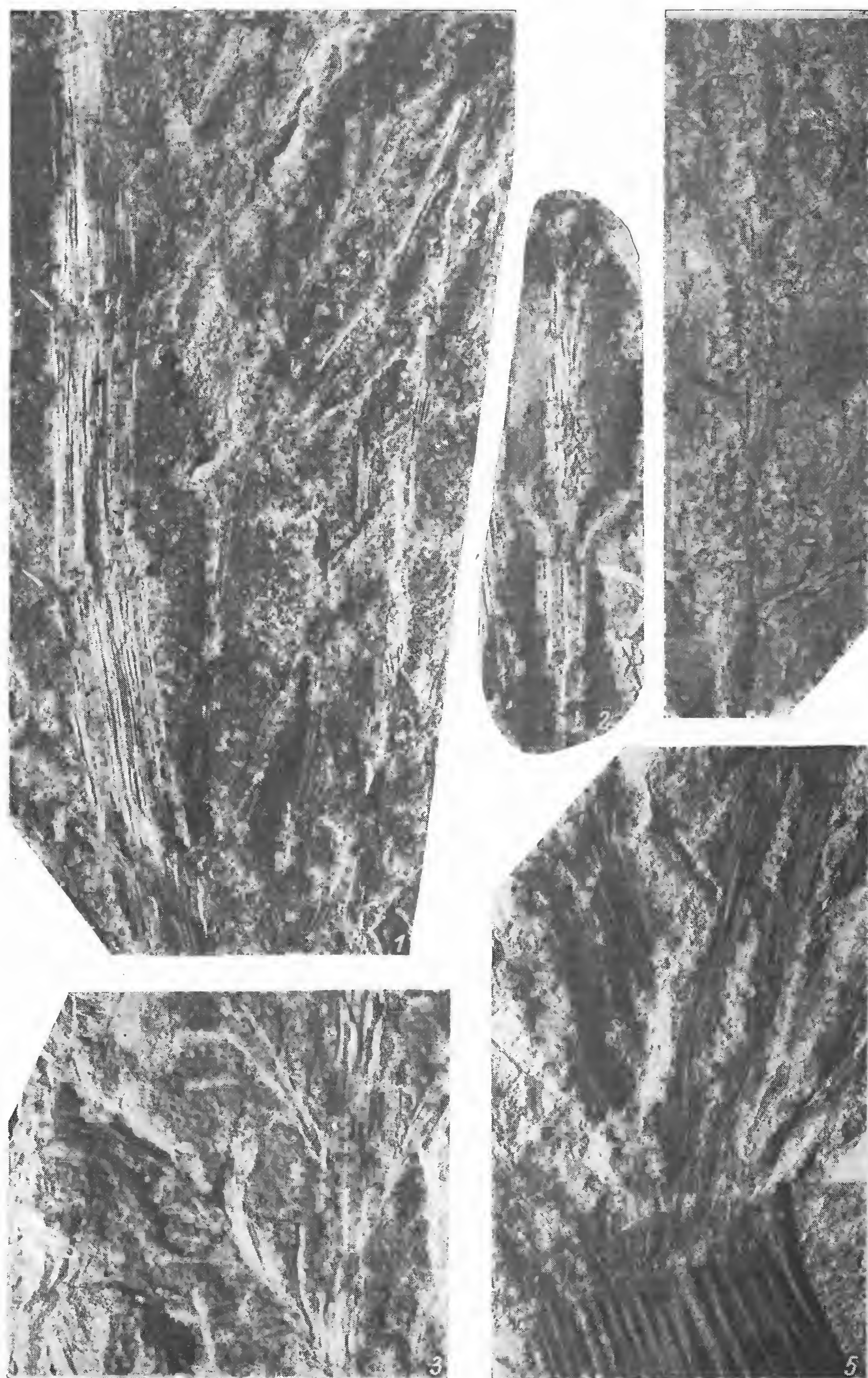


Рис. 5.

1 — *Phyllopitys heeri*, вегетативный ветвящийся побег, экз. № 3779/1—1 (×1), «Халджин»; *2* — то же, фертильная ветка, экз. № 3779/11а—1 (×2), «Халджин»; *3* — *Phyllopitys* sp., экземпляр, ошибочно определявшийся как «*Walchia*?» (Нейбург, 1948, коллекция дополнительных образцов к оригиналам), экз. № 2349/416 (×2), «Черемичкина» (осыпь); *4* — *Equisetinostachys* sp., фертильная ветка, ассоциирующая с *Phyllotheca deliquescens*, экз. № 103/2153 (×2, сфотографировано в спирте), «Щеки»; *5* — *Phyllotheca deliquescens*, экз. № 103/2203 (×2), «Щеки».



Рис. 7.

1—5 — *Sendersonia matura* (*1* — фертильные ветки и влагалище, противоотпечаток голотипа экз. № 4570/47, ×3; *2* — то же, голотип № 4570/44, ×3; *3* — влагалище, голотип № 4570/44, ×3; *4* — паратип № 4570/68а, ×2, «Менчерепская-5850»; *5* — то же, противоотпечаток № 4570/68, ×3); *1—5* — сфотографировано в ксилоле; *6* — *Phyllotheca turnaensis*, ветвящийся побег, экз. № 3772/74 (×2), «Кербо».

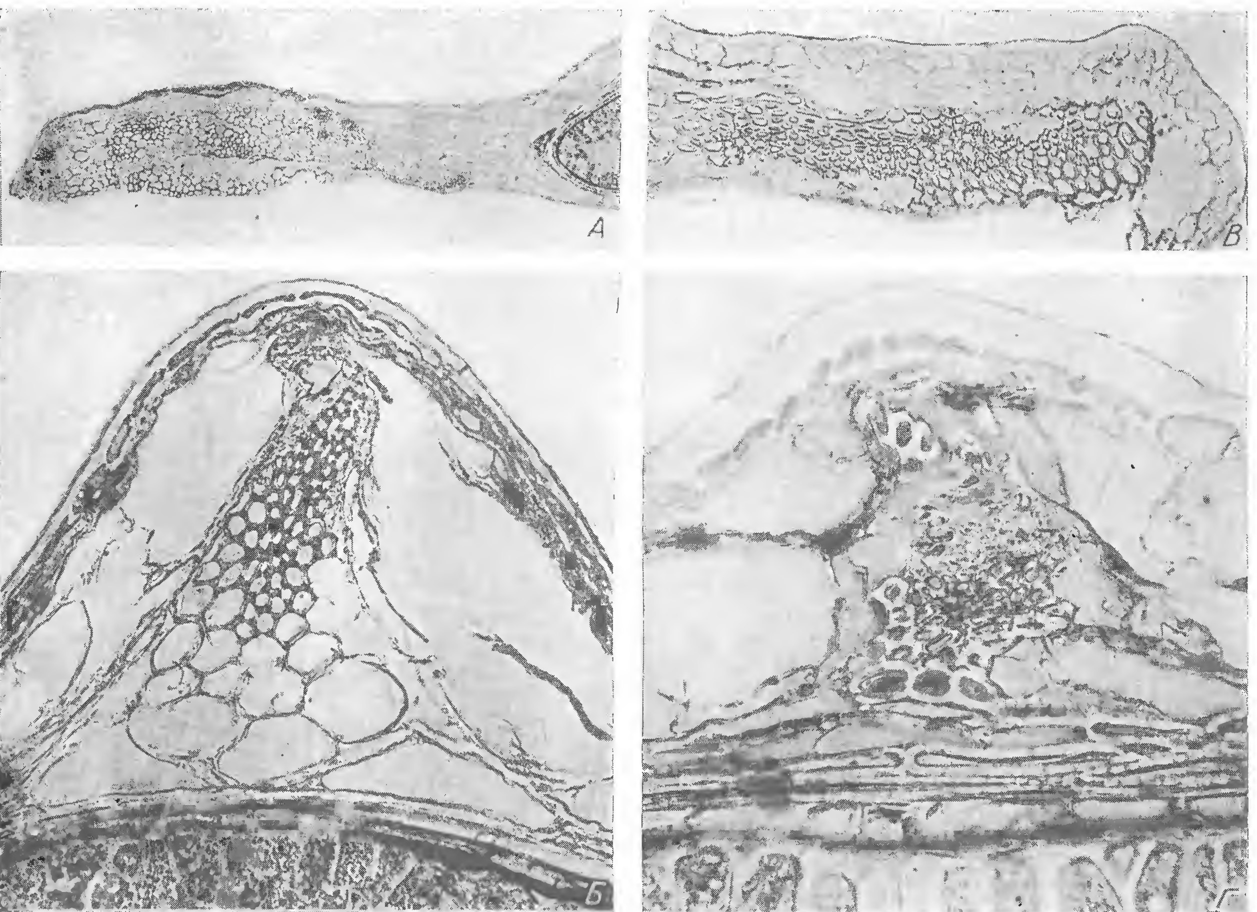


Рис. 2. Краевые и спинные ребра мерикарпиев видов рода *Ferula*.

А — *F. grigoriewi* краевое ребро (×25);
Б — *F. grigoriewii*, спинное ребро (×130);
В — *F. sumbul*, краевое ребро (×70);
Г — *F. sumbul*, спинное ребро (×340).

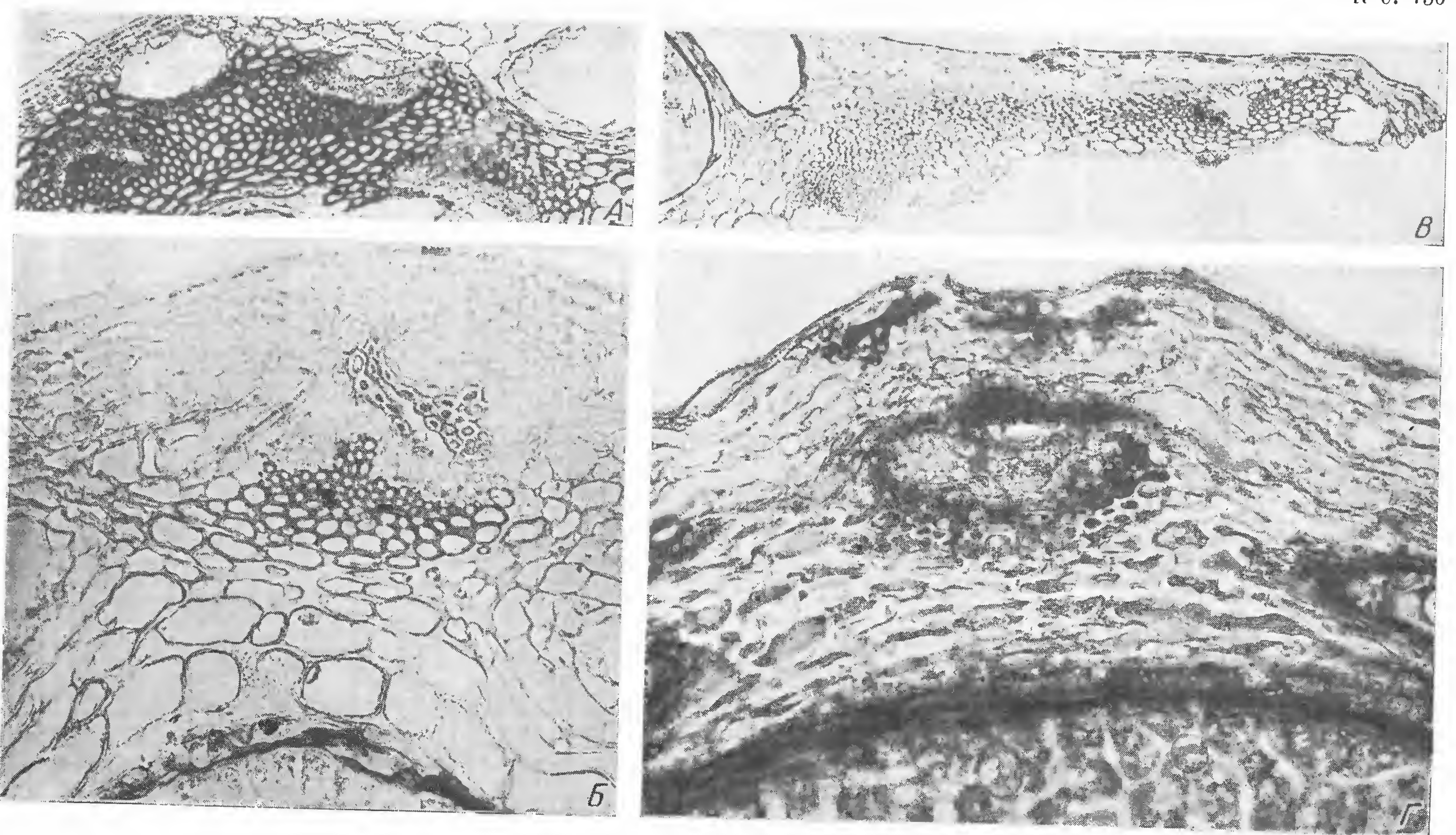


Рис. 3. Краевые и спинные ребра мерикарпиев видов рода *Ferula*.

А — *F. tenuisecta*, краевое ребро (×70); *Б* — *F. tenuisecta*, спинное ребро (×130); *В* — *F. penninervis*, краевое ребро (×25); *Г* — *F. penninervis*, спинное ребро (×130).



Рис. 1. Сильновакуолизированная железка зрелого листа *Plumbago capensis.*

1 — общий вид, *2* — вырост кутикулы железки в тонкую стенку между наружной и внутренней бокаловидными клетками, *3* — кутикула под порой секреторной клетки, *4* — ядрышко в побочной клетке. *бк* — бокаловидная клетка, *вк* — внутренняя кутикула, *пк* — побочная клетка, *сек* — секреторная клетка, *сбк* — собирательная клетка, *сп* — собирательная полость.

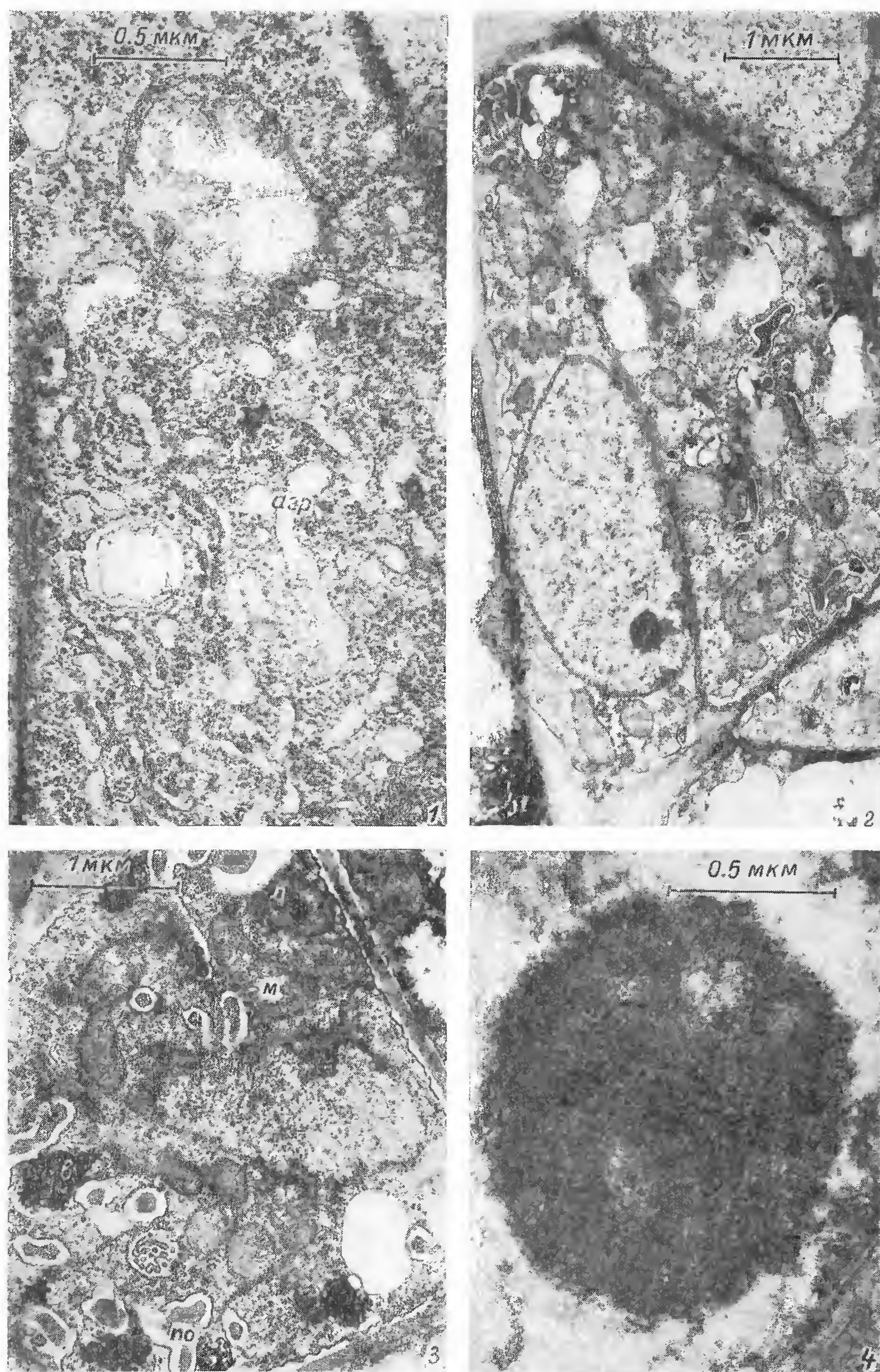


Рис. 2. Фрагменты железок *Plumbago capensis.*

1 — агранулярный эндоплазматический ретикулум во внутренней бокаловидной клетке железки растущего листа, *2* — наружная и внутренняя бокаловидные клетки слабовакуолизированной солевой железки зрелого листа, *3* — побочная клетка слабовакуолизированной железки зрелого листа, *4* — ядрышко в побочной клетке слабовакуолизированной железки зрелого листа. *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *в* — вакуоль, *л* — лейкопласт, *м* — митохондрия, *по* — протуберанец оболочки.

CONTENTS

1 р. 90 к. **Индекс 70056**

СОДЕРЖАНИЕ